

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFECTS OF PREDATION ON THE ECOLOGY OF ARCTIC-NESTING SHOREBIRDS.

DISSERTATION

PRESENTED AS PARTIAL REQUIREMENT OF THE DOCTORATE IN BIOLOGY

AN EXTENSION OF THE UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

BY

LAURA MCKINNON

MAY 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFETS DE LA PRÉDATION SUR L'ÉCOLOGIE DES OISEAUX DE RIVAGE
NICHANT DANS L'ARCTIQUE CANADIEN

THÈSE

PRÉSENTÉE COMME EXIGENCE PARTIELLE DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

PAR

LAURA MCKINNON

MAI 2011

AVANT PROPOS

La thèse présentée ici concerne principalement le rôle des interactions proie-prédateur dans l'écologie de la reproduction des oiseaux de rivage (limicoles) nichant dans l'Arctique. La thèse consiste en une introduction générale (chapitre 1), suivie par quatre chapitres qui présentent les résultats principaux de mes travaux de doctorat, et finalement, une discussion générale. Ces quatre chapitres qui constituent le corps de cette thèse sont présentés sous formes d'articles scientifiques rédigés en langue anglaise. Ils sont soit déjà publiés dans une revue scientifique (chapitres 2 et 5), soit prêts à soumettre en vue de publication dans une revue scientifique (chapitres 3 et 4). Même si je suis l'auteur principal de chacun de ces articles scientifiques, ceux-ci sont aussi l'aboutissement d'une collaboration avec plusieurs coauteurs dont les contributions sont présentées ici. L'étude qui est présentée dans le deuxième chapitre a été publiée dans la revue «Journal of Field Ornithology» avec Joël Bêty, mon directeur de thèse, en coauteur. L'étude a été conçue par J. Bêty et moi-même. J'ai récolté et analysé les données et écrit le manuscrit qui a été finalement révisé par J. Bêty. L'étude présentée au troisième chapitre a été conçue par J. Bêty et moi-même. Les données relatives aux renards arctiques et aux lemmings ont été fournies par Dominique Berteaux et Gilles Gauthier. J'ai récolté les données concernant les limicoles, analysé les données et rédigé le manuscrit qui a été révisé par tous les coauteurs (D. Berteaux, G. Gauthier, et J. Bêty). L'étude décrite dans le quatrième chapitre a été conçue par moi-même. J'ai récolté et analysé les données et rédigé le manuscrit ensuite révisé par tous les coauteurs (D. Berteaux, G. Gauthier, et J. Bêty). Comme pour le précédent chapitre, les données relatives aux renards arctiques et aux lemmings proviennent des travaux réalisés par D. Berteaux et G. Gauthier. Le cinquième et dernier chapitre est une combinaison de deux articles scientifiques (une lettre et une réponse à une critique aux même lettre) publiés dans la revue «Science» avec Paul A. Smith, Erica Nol, Jean-Louis Martin, Ken F. Abraham, H. Grant Gilchrist, R. I. Guy Morrison et J. Bêty. Ce chapitre représente la contribution majeure de la thèse. L'étude a été conçue par P.A. Smith, J. Bêty et moi-même. L'effort collaboratif à travers les différents sites d'études a été coordonné par P.A. Smith et moi-même (récoltes des données historiques, rédaction, révision et dissémination des protocoles, et envoi de matériels). Les données relatives aux nids artificiels ont été fournies par K. F. Abraham pour l'Île Akimiski, NU, par E.

Nol pour Churchill, MB, par P. A. Smith et H. G. Gilchrist pour l'Île Southampton, NU, et l'Île Coats, NU, par J.-L. Martin pour l'Île du Prince Charles, NU, par J. Bêty et moi-même pour l'Île Bylot, NU, et R. I. G. Morrison pour le site d'Alert sur l'Île d'Ellesmere, NU. J'ai organisé et analysé les données et écrit le manuscrit qui a été finalement révisé par tous les coauteurs. J'ai écrit la réponse à une critique du premier article (qui fait partie de la discussion du chapitre concernant l'utilité des nids artificiels) et tous les autres auteurs ont contribué aux révisions.

En tant des remerciements, premièrement je voudrais remercier mon professeur, Dr. Joël Bêty. Je le remercie pour l'encadrement qu'il m'a offert tout au long de mon doctorat et pour avoir eu assez foi en moi pour m'inviter à travailler dans sa première équipe d'étudiants gradués. Je le remercie spécifiquement pour son attitude «tout est possible, *sky is the limit*», qui m'a donné la liberté de réaliser mes études à une plus grande échelle que prévue. Je remercie également Dominique Berteaux qui a joué le rôle de co-superviseur, particulièrement au début de mon doctorat. Merci également à Karel Allard, Gilles Gauthier, Dominique Gravel, Magella Guillemette, Rick Lancot, Jean-François Giroux, Martin-Hughes St-Laurent et François Vézina, qui ont accepté d'évaluer les différents étapes majeures de mon doctorat, soit le devis, l'examen de synthèse, le séminaire et finalement la soutenance de thèse. Je voudrais aussi remercier tous les co-auteurs des articles scientifiques déjà publiés (chapitre 2 et 5), Paul Allen Smith, Erica Nol, Jean-Louis Martin, Ken Abraham, Frank Doyle, Guy Morrison, H. Grant Gilchrist et bien sûr, Joël Bêty. Sans vous, je n'aurais pas pu faire ma meilleure contribution à la science... à date! Et en dernier, mais certainement pas le moindre en importance, merci à Cedrik Juillet qui a été mon «chien de garde» méthodologique et statistique en permanence, même quand je ne voulais pas savoir mes erreurs...

Ce travail n'aurait pas pu avoir été réalisé sans des heures et des heures sur le terrain. Je remercie mes assistants de terrain qui m'ont aidée à récolter les données nécessaires pour ce doctorat, notamment (par ordre alphabétique): Émilie D'Astous, Aurélie Bourbeau-Lemieux, Ludovic Jolicoeur, Benoit Laliberté, Jean-François Lamarre, Léonie Mercier, Daniel Ootoova, Martin Patenaude-Monette, François Rousseau et Leslie Qangug. Je remercie également tous les autres étudiants ou assistants à Bylot entre 2005 et 2009 qui nous

ont aidés avec nos travaux. Pour leurs critiques constructives sur les articles et les présentations, je remercie tout le monde du laboratoire Bêty-Berteaux de 2005 à 2009. Merci aussi à Alain Caron qui a toujours été là pour vérifier mes statistiques. Je remercie Elise Bolduc et Marie-Christine Cadieux de m'avoir aidée avec les traductions de l'anglais au français, et aussi Elise Bolduc et Sandra Lai pour avoir eu la patience de corriger toutes mes fautes de français.

Je remercie surtout les organismes subventionnaires pour leur aide financière et logistique essentielles pour la réalisation de ce doctorat : l'Agence Parcs Canada, le Programme canadien de l'Année polaire internationale, le Programme du plateau continental polaire, la Fondation canadienne pour l'innovation, la Fondation de l'UQAR, le Centre d'Études Nordiques, The W. Garfield Weston Foundation, les Fonds de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Programme de stages en recherche nordique du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le Programme de formation scientifique dans le nord du Ministère des affaires indiennes et du Nord Canada, le Programme des chaires de recherche du Canada (CRSNG), le Nunavut Wildlife Management Board, l'Université du Québec à Rimouski et l'Université Laval.

Même si je me sens chanceuse d'avoir eu une expérience exceptionnelle pendant ces 5 années, comme pour tous les étudiants au doctorat, il y a toujours des périodes de stress. J'ai cependant la chance d'avoir de bons amis pour me faire passer au travers de ces moments. Je remercie Diane Leclerc et sa famille, qui m'ont accueillie chaleureusement dans mes premières années à Rimouski, Peter, Marie et Alexander Fast qui m'ont bien nourrie et divertie du début à la fin du doctorat, et bien sûr, ma colocataire de la maison d'excellence, Joannie Ferland, qui m'a donné plein d'énergie! Je remercie également toute ma famille. Même si j'étais loin de vous, et que vous ne saviez pas trop ce que je faisais, vous avez toujours été là pour me soutenir et me donner de vraies vacances hors du travail. C'est vraiment vous qui m'avez permis de me rendre jusqu'ici! Finalement, c'est au cours de mon doctorat que j'ai rencontré la personne qui m'a donné le plus de support et d'amour pendant toutes ces années d'études, mon fiancé, Cedrik. Merci pour toute ton aide, académique et personnelle, je n'aurais pas pu me rendre à ces dernières phrases de remerciements sans toi. Allons finir nos doctorats, nous marier et faire de la science ensemble!

TABLE OF CONTENTS

| | |
|--|------|
| AVANT PROPOS | iii |
| TABLE OF CONTENTS..... | vi |
| LIST OF TABLES..... | viii |
| LIST OF FIGURES | ix |
| RÉSUMÉ | xi |
| ABSTRACT..... | xiii |
| INTRODUCTION ET CADRE THÉORIQUE | 1 |
| Les interactions prédateurs-proies. | 1 |
| Les interactions prédateurs-proies dans l'Arctique..... | 5 |
| Les populations d'oiseaux de rivage dans l'Arctique | 6 |
| Objectifs et hypothèses. | 8 |
| Site d'étude | 11 |
| Les oiseaux de rivage à l'Île Bylot..... | 13 |
| Méthodologie | 15 |
| Plan des chapitres de la thèse..... | 17 |
| Partie I Effets de l'abondance de proies alternatives sur la prédation des nids d'oiseaux de rivage à l'échelle locale | 21 |
| CHAPTER I EFFECT OF CAMERA-MONITORING ON SURVIVAL RATES OF HIGH-ARCTIC SHOREBIRD NESTS..... | 22 |
| 1.1 Abstract..... | 23 |
| 1.2 Introduction..... | 24 |
| 1.3 Methods..... | 25 |
| 1.4 Results..... | 29 |
| 1.5 Discussion | 33 |
| CHAPTER II PREDATOR-MEDIATED COMPETITION BETWEEN LEMMINGS AND SHOREBIRDS: A TEST OF THE ALTERNATIVE PREY HYPOTHESIS | 37 |
| 2.1 Abstract..... | 38 |
| 2.2 Introduction..... | 39 |
| 2.3 Methods..... | 41 |
| 2.4 Results..... | 46 |
| 2.5 Discussion | 53 |

| | |
|--|----|
| CHAPTER III PREDATOR-MEDIATED INTERACTIONS BETWEEN PREFERRED, ALTERNATIVE AND INCIDENTAL PREY: EXPERIMENTAL EVIDENCE FOR HIERARCHICAL INTERACTIONS IN THE ARCTIC TUNDRA AND CONSERVATION IMPLICATIONS THEREOF | 58 |
| 3.1 Abstract..... | 59 |
| 3.2 Introduction..... | 60 |
| 3.3 Methods..... | 62 |
| 3.4 Results..... | 66 |
| 3.5 Discussion | 70 |
| Partie II Variation du risque de predation des nids d'oiseaux rivage a grande echelle spatiale dans l'Arctique..... | 75 |
| CHAPTER IV LOWER PREDATION RISK FOR MIGRATORY BIRDS AT HIGH LATITUDES..... | 76 |
| 4.1 Abstract..... | 77 |
| 4.2 Introduction..... | 78 |
| 4.3 Methods..... | 79 |
| 4.4 Results..... | 81 |
| 4.5 Discussion..... | 84 |
| 4.6 Response to a critique on the use of artificial nests | 85 |
| Chapter V DISCUSSION | 87 |
| Partie I Effets de l'abondance de proies alternatives sur la prédation des nids d'oiseaux de rivage à l'échelle locale..... | 88 |
| 5.1 Identification des prédateurs | 88 |
| 5.2 L'hypothèse des proies alternatives | 90 |
| 5.3 L'hypothèse des proies alternatives hiérarchiques..... | 92 |
| Partie II Variation de risque de predation des nids d'oiseaux de rivage a grande echelle spatiale dans l'arctique..... | 94 |
| 5.4 Les tendances latitudinales dans le risque de predation..... | 94 |
| 5.5 Conclusion | 95 |
| BIBLIOGRAPHIE..... | 98 |

LIST OF TABLES

| | |
|--|----|
| Table 1.1 Proportion of successful nests (success/total) by treatment, year, and species (Baird's and white-rumped sandpipers)..... | 29 |
| Table 1.2 Relative importance of predators for artificial and real shorebird nests (predators not identified with certainty are noted in parentheses). | 32 |
| Table 2.1 Sample size of nests used in real shorebird nest survival analyses at Site 1..... | 50 |
| Table 2.2 Model selection results per species for the 3 a-priori models..... | 51 |
| Table 4.1 Detailed summary of artificial nest monitoring protocols for each study site. | 80 |

LIST OF FIGURES

| | |
|---|----|
| Figure 0.1 Illustration de la synchronie entre les cycles de la taille de population des proies et des prédateurs au travers du temps telle que décrite par le modèle de Lotka-Volterra..... | 2 |
| Figure 0.2 Illustration de la réponse fonctionnelle du prédateur. Avec une réponse fonctionnelle de Type I, le nombre de proies consommées par un prédateur augmente avec l'abondance de proies (relation linéaire). En présence d'une réponse de Type II, le nombre de proies consommées par prédateur atteint une asymptote pour une haute densité de proies, dû à une contrainte imposée par le temps de manipulation/ingestion d'une proie par un prédateur. Lors d'une réponse de Type III, le taux de consommation de proies par prédateur est limité à la faible abondance, mais quand l'abondance augmente, la consommation de proie par prédateur augmente jusqu'à rejoindre une réponse de Type II..... | 2 |
| Figure 0.3 Représentation graphique d'un changement de préférence pour les proies alternative quand l'abondance des proies préféré est bas. Quand l'abondance de la proie préférée augmente, le risque de prédation sur les proies alternatives diminue donc moins des proies alternatives sont consommées par le prédateur..... | 4 |
| Figure 0.4 Site d'étude: l'Île Bylot, NU, (73°08'N, 80°00'N) au nord de l'Île Baffin, NU... | 11 |
| Figure 0.5 a) Bécasseaux de Baird et b) bécasseaux à croupion blanc à l'île Bylot, NU. | 14 |
| Figure 1.1 Survival probabilities for artificial nests with and without cameras in 2006 and 2008 (N = 20 per treatment per year). The number of nests that survived past the end of the experiment is indicated at day 8 for each of the survival curves. | 30 |
| Figure 1.2 Daily nest survival of Baird's and white-rumped sandpiper nests monitored in 2006 and 2007, with and without cameras. Sample sizes are provided above each estimate. 31 | |
| Figure 1.3 Photos of confirmed predators of artificial nests, glaucous gull (A), arctic fox (B) and long-tailed jaeger (C), taken at 5 m, and a photo of the only confirmed predator of real nests, arctic fox (D), taken at 15 m. In photos B and D, the fox's snout is located directly in the nest..... | 33 |
| Figure 2.1 A) Index of lemming abundance based on snap trap data at Site 1 (closed circle) and Site 2 (open circle). B) Minimum number of adult arctic fox/100km ² within Site 1 (black bar) and Site 2 (gray bar) and the minimum number of breeding adult avian predators/100km ² at Site 1 (closed circle) and Site 2 (open circle)..... | 47 |
| Figure 2.2 Kaplan-Meier survival curves (± SE) for Site 1 and Site 2. Curves are provided per year with the abundance of lemmings (N per 100 TN) for each curve in the legend. | 49 |
| Figure 2.3 Model of daily nest survival (solid line) ± 95% CI (dotted lines) derived from the top model for Baird's sandpiper (A) and white-rumped sandpiper (B). Annual estimates of daily nest survival (± 95% CI) on which the models, are based are also provided for each species..... | 52 |
| Figure 3.1 Fox sightings over a 72 hour period based on motion triggered camera monitoring within artificial nest quadrats of varying goose nest density in 2008. | 67 |

Figure 3.2 Kaplan-Meier survival probabilities over 12 exposure days for artificial shorebird nests placed in quadrats of varying goose nest density (nests per hectare) in 2007 (A; high lemming abundance), 2008 (B; high but declining lemming abundance) and in 2009 (C; low lemming abundance). Each data point on the curve represents the Kaplan-Meier survival estimate at time t (\pm SE), which provides the probability that a nest will survive past time t . Data are grouped by intervals of 2.5 goose nests per hectare ($0 = 0$ to 2.4 , $2.5 = 2.5$ to 4.9 , $5 = 5$ to 7.4 etc.) up to 10 nests per hectare after which data are grouped by interval of 5 goose nests per hectare ($10 = 10$ to 14.9 , $15 = 15$ to 19.9 etc.). The sample size (n) presented in the legend indicates the number of nests used to generate the graphed survival curves (to ease visual interpretation), whereas in all statistical analyses, survival curves for all 10 quadrats each year are based on $n=4$ nests. 70

Figure 4.1 Average latitudinal decrease in predation risk and map of the shorebird breeding sites where artificial nests were monitored. The decrease in predation risk (3.6 % per degree relative to the southernmost site, Akimiski Island) is indicated at 5 degree intervals on the latitudinal scale to the right. 82

Figure 4.2 Kaplan-Meier survival probabilities over 9 exposure days for artificial nests by site for all years during early (A) and late (B) shorebird incubation periods. Each data point on the curve represents the Kaplan-Meier survival estimate at time t (\pm SEM), which provides the probability that a nest will survive past time t . Survival probabilities are based upon 2 to 4 years of data per site (see Table 5.1 for details)..... 83

Figure 4.3 Mean failure time in days (\pm SEM) for depredated artificial nests by latitude for all years during early (open circle) and late (closed circle) shorebird incubation periods. Mean failure time is the mean number of days until depredation for failed nests. Low mean failure times indicate rapid nest loss (high predation risk). Each data point is based upon 2 to 4 years of data per site (see Table 5.1 for details). Overlapping data points for Bylot Island (73 degrees N) have been offset by ± 0.2 degrees..... 84

RÉSUMÉ

L'hypothèse des proies alternatives suggère que la réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs à la fluctuation des populations de proies influence le risque de prédation annuel sur d'autres proies comme les œufs d'oiseaux. Dans certains systèmes du Haut-Arctique caractérisés par des populations cycliques de lemmings, le comportement de changement de préférence des prédateurs a été mis en lien avec les fluctuations observées chez des populations d'oiseaux co-existantes. Le but général de cette thèse était d'étudier les effets en cascade des interactions prédateur-proie sur une proie alternative, les œufs d'oiseaux de rivage. Les deux principaux objectifs étaient 1) d'étudier les effets de l'abondance de proies préférées (lemmings) et de proies alternatives (oies), sur les tendances temporelles et spatiales du risque de prédation et de la survie des nids d'oiseaux de rivage, et 2) d'investiguer les tendances spatiales du risque de prédation à grande échelle dans l'Arctique canadien. Pour atteindre ces objectifs, des données sur le risque de prédation (mesuré à l'aide de nids artificiels) et sur la survie des nids d'oiseaux de rivage (mesurée avec les nids naturels) ont été recueillies sur une période de 5 ans à l'île Bylot (Nunavut). Des données sur l'identité et l'activité des prédateurs (par caméra) ainsi que l'abondance des prédateurs (renard arctique) et l'abondance des proies alternatives (lemmings et oies) ont également été recueillies. Pour caractériser les tendances à grande échelle spatiale, le risque de prédation sur des nids artificiels a été mesuré à 7 sites le long d'un gradient latitudinal de 3350 km dans l'Arctique canadien.

À l'île Bylot, les caméras de surveillance ont révélé que le renard arctique est le principal prédateur des œufs dans les nids artificiels de même que dans les véritables nids d'oiseaux de rivage. Les données récoltées sur une période de 5 ans ont démontré un effet négatif significatif de l'abondance de lemmings sur le risque de prédation. Les probabilités de survie des nids artificiels étaient quant à elles reliées négativement à l'abondance de renards mais, positivement à l'abondance d'oiseaux prédateurs. De même, le meilleur facteur expliquant les variations interannuelles de la survie journalière des nids d'oiseaux de rivage était l'abondance de lemmings. En effet, la survie des nids fut plus basse dans les années de faible abondance de lemmings. Les risques de prédation des nids d'oiseaux de rivage dans une colonie d'oies étaient positivement reliés à la densité de nids d'oies. Toutefois cette relation était forte et significative seulement l'année de faible abondance de lemmings, soit une augmentation de près de 600% quand la densité de nids d'oies est passée de 0 à 24 nids par hectare. Puisque nous avons confirmé que le renard arctique est un prédateur commun des lemmings, des œufs d'oies et des œufs d'oiseaux de rivage, ces données supportent l'hypothèse d'effets en cascade de l'abondance des proies préférées et alternatives sur le risque de prédation de proies accidentelles comme les oiseaux de rivage. En ce qui a trait au risque de prédation à plus grande échelle spatiale, nous avons observé une diminution significative du risque de prédation avec la latitude, ce qui indique que les oiseaux qui migrent plus vers le nord peuvent bénéficier d'avantages en termes de reproduction sous la forme d'une diminution du risque de prédation des nids. Sur la base de ces résultats, le risque de prédation semble jouer, à plusieurs échelles spatiales, un rôle central dans l'écologie de la reproduction des oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique. Les recherches futures devraient étudier les mécanismes qui relient les interactions trophiques des proies préférées, alternatives et accidentelles à l'échelle locale avec les tendances à grande échelle spatiale du risque de prédation sur les oiseaux nichant dans l'Arctique.

Mots-clés: risque de prédation, proies alternatives, oiseaux de rivage, oies, lemmings

ABSTRACT

The Alternative Prey Hypothesis suggests that the functional and numerical response of predators to fluctuating prey populations results in variation in annual predation pressure on alternative prey such as bird eggs. In some high-arctic systems, characterized by cyclic micro-rodent populations, predator switching behaviour has been implicated in driving fluctuations in co-existing bird populations. On Bylot Island, Nunavut, a numerical and functional response of arctic fox to their preferred lemming prey affects the breeding output of alternative prey (goose eggs) and an aggregative numerical response of predators has been documented in areas of high goose nesting density. The purpose of this thesis was to investigate the cascading effects of these predator-prey interactions on a third incidental prey species, shorebird eggs. The two main objectives were 1) to investigate the effects of preferred (lemming) and alternative prey (geese) abundance on temporal and spatial patterns in predation risk and nest survival of shorebirds on Bylot Island, and 2) to investigate large scale spatial trends in predation risk across the Arctic. To meet these objectives, data on predation risk (measured via artificial nests) and nest survival of shorebirds (measured via real nests) were collected over a period of 5 years on Bylot Island. Data on predator identification and activity (via camera) along with predator (arctic fox) and alternative prey (lemmings and geese) abundance were also collected. To investigate large scale patterns in predation risk, artificial nests were monitored at 7 sites along a 3350km latitudinal gradient in the eastern Canadian Arctic.

On Bylot Island, camera monitoring revealed the arctic fox as the primary predator of both real and artificial shorebird eggs. Over a period of 5 years, lemming abundance had a significant negative effect on predation risk. Survival probabilities of artificial nests were also negatively related to fox abundance but positively associated with the abundance of breeding avian predators, likely due to predator exclusion by avian predators. Models of daily nest survival for real nests also indicated that inter-annual variation in nest survival was best explained by lemming abundance, not by predator abundance. Spatial variation in predation risk on shorebirds within vicinity of a large goose colony varied with goose nest density, with predation risk increasing by over 600% when goose nest density increased from 0 to 24 nests per hectare, but only in years of low lemming abundance. Having confirmed the arctic fox as a shared predator of lemmings, goose eggs and shorebird eggs, these data provide evidence of cascading effects of preferred and alternative prey abundance on predation risk for incidental prey such as shorebird eggs. When predation risk was measured at a larger spatial scale, a significant decrease in predation risk with latitude was documented, providing evidence that birds migrating farther north may acquire reproductive benefits in the form of lower nest predation risk. Based on these results, predation risk appears to play a central role in the reproductive ecology of arctic-nesting shorebirds at several spatial scales. Future research should investigate mechanisms linking local scale trophic interactions between preferred, alternative and incidental prey with large scale latitudinal trends in predation risk on arctic-nesting birds.

Keywords: predation risk, alternative prey, shorebirds, geese, lemmings

INTRODUCTION ET CADRE THÉORIQUE

LES INTERACTIONS PREDATEURS-PROIES.

L'abondance et la distribution des organismes dans l'environnement sont déterminées par une multitude de facteurs abiotiques tels que le climat et les nutriments, et biotiques, soit les interactions avec d'autres organismes, tels les prédateurs, les proies ou les compétiteurs inter- et intra-spécifiques. Historiquement, le domaine de l'écologie des communautés était dominé par les études sur la compétition, mais plus récemment, la prédation a trouvé sa place comme mécanisme alternatif et 'compétitif' qui contribue significativement à expliquer l'assemblage des espèces dans une communauté (Chase *et al.*, 2002 ; Chesson & Kuang, 2008). Il y a plus de 80 ans que Lotka et Volterra (Lotka, 1920, 1925 ; Volterra, 1926) ont présenté les équations théoriques pour expliquer l'effet direct de la prédation sur la dynamique des populations des prédateurs et des proies et les cycles de populations qui peuvent en découler (Figure 0.1). Depuis, quelques études à long terme, comme celle sur les cycles de population des lièvres et des lynx dans la forêt boréale du Canada (Elton & Nicholson, 1942), nous ont fourni les données empiriques pour supporter en partie les modèles théoriques qui expliquent la dynamique de ces interactions. Avec sa démonstration de la réponse fonctionnelle des prédateurs (Holling, 1959), défini par la relation entre le nombre de proies consommées par un prédateur et la densité de proies (Figure 0.2), Holling a pavé la route pour de futures recherches expliquant la stabilité de ces cycles (Murdoch, 1969 ; Oaten & Murdoch, 1975) de même que leurs implications pour des proies alternatives (Holt, 1977).

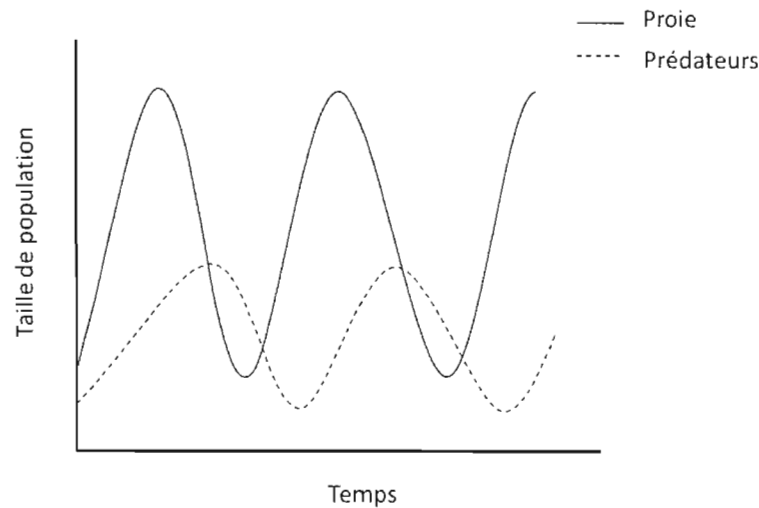


Figure 0.1 Illustration de la synchronie entre les cycles de la taille de population des proies et des prédateurs au travers du temps telle que décrite par le modèle de Lotka-Volterra.

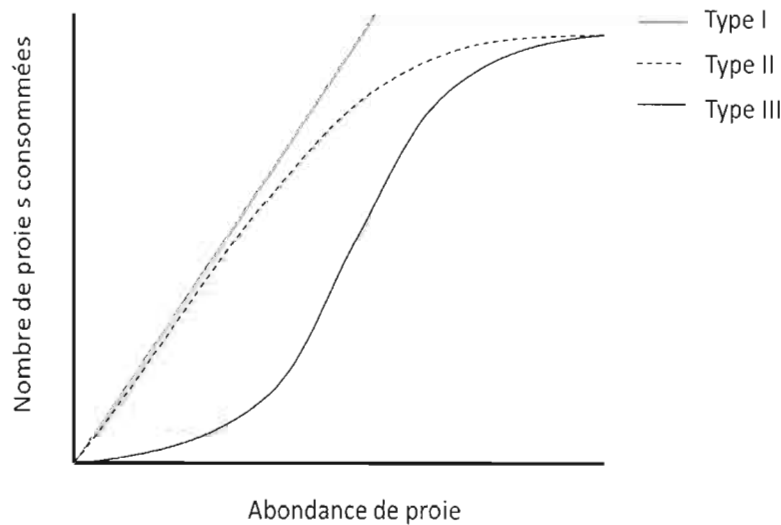


Figure 0.2 Illustration de la réponse fonctionnelle du prédateur. Avec une réponse fonctionnelle de Type I, le nombre de proies consommées par un prédateur augmente avec l'abondance de proies (relation linéaire). En présence d'une réponse de Type II, le nombre de proies consommées par prédateur atteint une asymptote pour une haute densité de proies, dû à une contrainte imposée par le temps de manipulation/ingestion d'une proie par un prédateur. Lors d'une réponse de Type III, le taux de consommation de proies par prédateur est limité à la faible abondance, mais quand l'abondance augmente, la consommation de proie par prédateur augmente jusqu'à rejoindre une réponse de Type II.

La théorie d'approvisionnement optimal (Charnov, 1976) suggère que lorsqu'un prédateur est confronté à deux types de proies, il devrait maximiser la consommation des proies de plus haute qualité et plus faciles à capturer afin de maximiser la valeur nutritionnelle tout en réduisant les coûts énergétiques de capture (Macarthur & Pianka, 1966). Si deux proies ont une valeur nutritive et un coût de capture égaux, le facteur déterminant le choix sera la densité relative des deux types de proies. Les prédateurs se concentreront sur la proie de densité la plus élevée, jusqu'à ce que la densité de cette proie passe en dessous d'un certain seuil. Passé ce cap, le prédateur devrait préférer l'autre proie alternative (Figure 0.3; Murdoch, 1969). L'hypothèse des proies alternatives est en grande partie basée sur ce comportement de changement de préférence des prédateurs. Par définition, le changement de préférence signifie que quand l'abondance d'une proie augmente, le prédateur va augmenter son taux de consommation de cette proie de manière disproportionnée et encourir une réponse fonctionnelle (Murdoch, 1969 ; Oaten & Murdoch, 1975). L'effet de changement de préférence pour une proie alternative est amplifié quand le prédateur a une forte réponse numérique à la proie préférée (la relation entre la taille de population des prédateurs et l'abondance des proies) et peut même engendrer des cycles dans les populations de proies alternatives (Bêty *et al.*, 2002 ; L. G. Underhill, 1993 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998).

Même en l'absence de changement de préférence, les cycles prédateurs-proies peuvent avoir un effet sur des proies alternatives. Quand il y a une forte réponse numérique de la part des prédateurs face aux proies préférées, la prédation sur d'autres proies qui sont seulement trouvées de façon accidentelle peut augmenter à cause de cet accroissement de l'activité des prédateurs (Crabtree & Wolfe, 1988 ; Vickery, Hunter & Wells, 1992). Une proie accidentelle est une proie qui ne fait pas l'objet d'une recherche dirigée de la part d'un prédateur (Vickery, Hunter & Wells, 1992). Les proies accidentelles constituent souvent une petite proportion dans le régime alimentaire des prédateurs et n'influencent pas la croissance des populations de prédateurs. Par contre, une augmentation des populations de prédateurs, soit réelle soit par agrégation, peut augmenter le risque de prédation sur les populations de proies accidentelles (Holt & Kotler, 1987). S'il est assez sévère, un risque de prédation élevé peut générer l'exclusion spatiale (extinction locale; Holt, 1984) des proies accidentelles et changer la composition des communautés (Holt & Lawton, 1994).

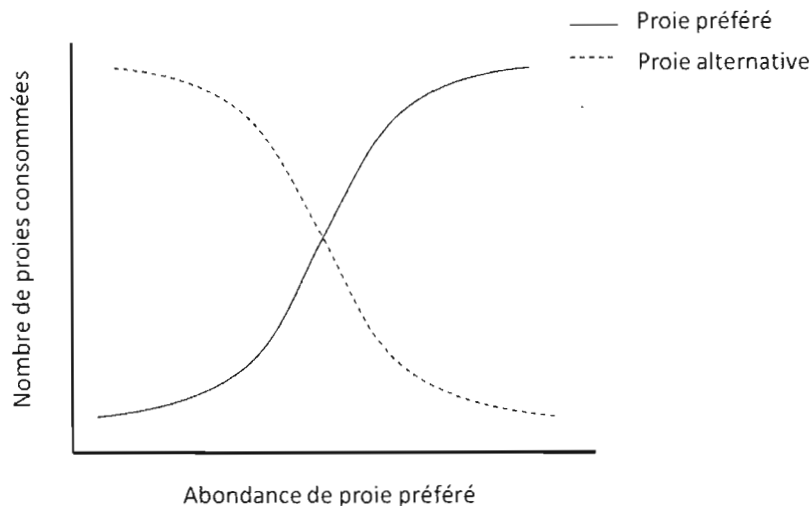


Figure 0.3 Représentation graphique d'un changement de préférence pour les proies alternative quand l'abondance des proies préféré est bas. Quand l'abondance de la proie préférée augmente, le risque de prédation sur les proies alternatives diminue donc moins des proies alternatives sont consommées par le prédateur.

Il est évident que les effets directs de la prédation, comme la mortalité, peuvent influencer fortement les paramètres démographiques de base comme la survie des adultes et le recrutement des jeunes pour tous les types des proies (préférées, alternatives, accidentelles). Nous avons dorénavant de bons outils pour quantifier ces paramètres (Cutler & Swann, 1999 ; Juillet *et al.*, 2010 ; Lebreton *et al.*, 1992) et les études empiriques sur les effets directs de la prédation augmentent (Fondell *et al.*, 2008 ; Smith & Wilson, 2010 ; Stenzel *et al.*, 2007). Par contre, il existe aussi des effets non-mortels de la prédation. Ces effets sont moins évidents, mais peuvent avoir une influence tout aussi importante sur l'abondance et la distribution des organismes. Les effets non-mortels de la prédation s'expriment souvent par le biais du comportement des individus, principalement les comportements anti-prédateurs ou la sélection d'habitats sans prédateurs (Jeffries & Lawton, 1984 ; Schmidt, 2004). En influençant la sélection d'habitat à plusieurs échelles (Cresswell, Lind & Quinn, 2010) les comportements anti-prédateurs peuvent influencer la structure des communautés. Cette thèse vise à examiner les effets directs et indirects de la prédation sur une communauté d'oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique. Spécifiquement, j'examine les

relations entre la variation interannuelle du risque de prédation et de l'abondance d'autres proies sur la survie des nids à fine échelle dans le Haut-Arctique canadien. À plus grande échelle, j'examine l'importance du risque de prédation sur la sélection d'habitat de reproduction des migrants de longue distance nichant dans l'Arctique canadien.

LES INTERACTIONS PRÉDATEURS-PROIES DANS L'ARCTIQUE.

Avec 1 à 3 mois par année sans lumière du jour, une période de couverture de neige qui dure de 6 à 10 mois, et des températures qui atteignent les -70°C , il n'est pas étonnant que la biodiversité de la faune arctique soit relativement simple en comparaison à d'autres écosystèmes dans le monde. Seulement une trentaine d'espèces peuvent vivre dans ces habitats terrestres toute l'année (Pielou, 1994). Pendant la courte saison estivale, la biodiversité faunique augmente considérablement avec l'émergence des insectes et l'immigration temporaire des oiseaux migrants qui viennent pendant quelques mois pour nicher. Même pendant cette recrudescence de biodiversité au cours de l'été, le nombre potentiel d'interaction prédateurs-proies est encore beaucoup plus bas que dans les environnements du sud. C'est pour cette raison que l'écosystème arctique est idéal pour étudier les interactions prédateurs-proies. Les prédateurs sont peu abondants, souvent spécialisés sur les populations cycliques de petits rongeurs ou, alternativement, sur les œufs d'oiseaux. Dans l'Arctique canadien, le renard arctique (*Alopex lagopus*) est un des principaux prédateurs de la toundra (Angerbjorn, Tannerfeldt & Erlinge, 1999 ; Bêty *et al.*, 2002). Leurs proies principales sont les lemmings (Careau *et al.*, 2008 ; Elmhagen *et al.*, 2000) qui présentent des cycles d'abondance de 3 à 5 ans (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008). Dans les années de faible abondance de lemmings, les oiseaux qui nichent en abondance pendant l'été fournissent une proie alternative sous forme d'œufs (Careau *et al.*, 2008 ; Giroux, 2007).

La toundra arctique fournit ainsi un excellent laboratoire naturel pour tester les prédictions des théories des interactions prédateurs-proies. Mais, dans le contexte des changements globaux, ce laboratoire est en pleine mutation. Les proies de l'Arctique sont

bien adaptées au climat sévère, mais semblent assez susceptibles aux changements climatiques. Pour la reproduction, les populations de lemming sont dépendantes d'une bonne couverture de neige pendant l'hiver (Stenseth & Ims, 1993) et les oiseaux nicheurs sont dépendant du court, mais fort, pic d'abondance de nourriture (soit les plantes ou les insectes) disponible pendant l'été. D'un point de vue pratique, ou dans une perspective de conservation, une compréhension des interactions prédateurs-proies dans les environnements arctiques est critique dans le contexte du réchauffement planétaire. Les scénarios de changements de température globale prédisent un réchauffement de 1.4 à 5.8 °C dans les 100 prochaines années, mais on anticipe que la magnitude de ces changements sera beaucoup plus grande dans les régions polaires où les températures pourraient augmenter de 4 à 7 °C (ACIA 2004). Même avec les changements modérés que nous connaissons maintenant, des exemples des effets sur la dynamique des populations prédateurs-proies ont été documentés. Aux niveaux des mammifères, la diversité de la communauté de prédateurs augmente dû, entre autre, à l'expansion spatiale de la distribution du renard roux dans l'Arctique (Hickling *et al.*, 2006 ; Tannerfeldt, Elmhagen & Angerbjörn, 2002). L'activité des prédateurs peut augmenter autant au niveau temporel qu'au niveau spatial. Avec un retrait de la glace de mer de plus en plus hâtif, l'ours polaire, principalement un prédateur marin, passe plus de temps sur la toundra et la fréquence de destruction des colonies d'oiseaux de mer a augmenté depuis 20 ans (Smith *et al.*, 2010a). Au niveau des proies, il y a des évidences quant au fait que les cycles des lemmings sont présentement en train de s'effondrer (Gilg, Sittler & Hanski, 2009 ; Kausrud *et al.*, 2008). Pour les oiseaux, l'amélioration du climat pendant l'été semble faciliter la reproduction pour quelques espèces comme les grandes oies de neiges (Dickey, Gauthier & Cadieux, 2008 ; Morrissette *et al.*, 2010) avec des populations qui connaissent de fortes croissances. Pour d'autres espèces d'oiseaux dont les populations sont en déclin, comme les oiseaux de rivage, les répercussions des changements dans l'Arctique sont moins optimistes (Pearce-Higgins *et al.*, 2009).

LES POPULATIONS D'OISEAUX DE RIVAGE DANS L'ARCTIQUE

Les oiseaux de rivage forment une composante importante de la biodiversité de l'Arctique, avec environ 50 espèces qui nichent dans toute la région circumpolaire arctique chaque été (Melfoite *et al.*, 2007b). Au Canada, la toundra arctique est un lieu de

reproduction essentiel pour 42 espèces d'oiseaux de rivage qui se déplacent le long de plusieurs voies de migration différentes à partir des sites d'hivernage à l'est jusqu'à la mer de Wadden, dans le nord de l'Europe, ou même aussi loin au sud que Terre de feu en Argentine (Morrison, 1984). Malgré une forte abondance d'oiseaux de rivage dans tout l'Arctique, les densités de couples nicheurs sont généralement faibles. Ainsi des efforts considérables sont nécessaires pour évaluer systématiquement l'abondance locale des oiseaux nicheurs. En conséquence, il existe peu d'études qui ont été menées sur une période de temps suffisamment longue pour fournir des estimations démographiques issues du suivi de populations reproductrices d'oiseaux de rivage dans l'Arctique (Gratto-Trevor, Johnston & Pepper, 1998 ; Pattie, 1990). Une grande partie des données sur les tendances actuelles des oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique sont basées sur des observations effectuées pendant la migration ou sur les aires d'hivernage (Howe, Geissler & Harrington, 1989 ; Morrison *et al.*, 2000). Les quelques études qui ont fourni des tendances locales sur les aires de reproduction ont indiqué que les populations reproductrices de plusieurs espèces ont diminué entre les années 1970 et le milieu des années 1990 (Gratto-Trevor, Johnston & Pepper, 1998 ; Hitchcock & Gratto-Trevor, 1997 ; Pattie, 1990). Bien que l'évaluation la plus récente des populations nicheuses suggère que les estimations antérieures puissent avoir été sous-estimées (Bart & Smith, 2010), les tendances disponibles pour les populations nichant dans l'Arctique ont été conformes à celles trouvées pour les populations pendant la migration, mais ces dernières ont été un peu plus alarmantes. L'analyse des données de 1974 à 1998 par l'ISS (International Shorebird Survey) et le MSS (Maritime Shorebird Survey) a indiqué que 22 des 30 (73%) populations de l'Atlantique sont en déclin (9 de façon significative), ainsi que 11 des 29 (38%) populations de l'intérieur de l'Amérique du Nord (Bart *et al.*, 2007). Il a aussi été suggéré que les déclinés documentés sont dus à l'évolution des distributions d'oiseaux, ou à des changements dans la détection des oiseaux, au lieu d'une baisse réelle de la population (Bart *et al.*, 2007), mais à ce jour il semble difficile de soutenir ces hypothèses.

Il est difficile de comprendre les causes de déclin des populations d'oiseaux migrateurs. Même s'il est facile de comprendre qu'en général les déclinés sont causés par une diminution de la survie des adultes ou liés à la reproduction (production et survie des jeunes), ces diminutions peuvent être dues à de nombreux facteurs présents le long de la route migratoire. Le but de cette thèse n'est pas de comprendre les causes des déclinés de

population, mais plutôt d'éclaircir le rôle des interactions proie-prédateurs dans l'écologie de la reproduction des limicoles nichant dans l'Arctique. Avec une meilleure connaissance des interactions trophiques qui influencent la reproduction des oiseaux de rivage dans l'Arctique, les recherches futures pourront s'attarder à mieux comprendre comment les interactions trophiques peuvent limiter les populations d'oiseaux de rivage et mieux prédire les conséquences des futurs changements climatiques sur ces populations d'oiseaux.

OBJECTIFS ET HYPOTHESES.

Objectif 1) Identification des prédateurs de nids des oiseaux de rivage à l'Île Bylot.

Bien que le renard arctique soit le plus commun des prédateurs terrestres circumpolaire, il y a une série d'autres prédateurs (les goélands et les labbes) qui peuvent être responsables de la prédation des nids des oiseaux de rivage. Avant d'étudier les changements dans le risque de prédation, il est important d'abord de vérifier que le renard arctique est en effet un important prédateur des nids d'oiseaux de rivage. Alors, le premier objectif de la thèse est d'identifier les principaux prédateurs des nids artificiels et des nids naturels d'oiseaux de rivage à l'Île Bylot, à l'aide de caméras situées aux nids naturels et artificiels. Lors de l'identification des prédateurs au moyen de caméras situées à côté des nids, il est également important de considérer les effets que la surveillance par caméra peut avoir sur le risque de prédation. Ainsi l'hypothèse suivante sera également testée afin de réduire les biais méthodologiques:

Hypothèse 1: La présence de caméras près des nids n'a aucune influence sur le risque de prédation des nids d'oiseaux de rivage.

Prédiction a) Il n'y aura pas de différence de survie journalière entre les nids artificiels surveillés par des caméras numériques et les nids suivis sans la présence de caméra de surveillance.

Prédiction b) Il n'y aura pas de différence de la survie journalière entre les nids naturels surveillés par des caméras numériques et les nids suivis sans la présence de caméra de surveillance.

Objectif 2) Examiner l'effet de l'abondance de lemmings sur le risque de prédation et la survie des nids d'oiseaux de rivage par l'entremise d'un prédateur partagé.

Lors des années où les lemmings sont abondants, les renards arctiques peuvent être rassasiés avec cette ressource préférée et la pression de prédation sur des proies alternatives sera réduite. Si le renard arctique est en effet un important prédateur des nids d'oiseaux de rivage, cette réduction de la pression de prédation dans les années de forte abondance de lemmings doit être trouvée sur les nids artificiels et naturels.

Hypothèse 2) Le risque de prédation et la survie des nids d'oiseaux de rivage sont influencés par l'abondance de proies préférées des renards arctiques, les lemmings.

Prédiction a) Le risque de prédation (mesuré par les nids artificiels) sera plus élevé dans les années de faible abondance de lemmings comparé aux années d'abondance modérée ou élevée de lemmings.

Prédiction 2b) La survie des nids naturels d'oiseaux de rivage sera plus élevée dans les années de faible abondance de lemmings comparé aux années d'abondance modérée ou élevée de lemmings.

Objectif 3) Examiner l'effet de la densité des nids d'ois des neiges sur le risque de prédation et la survie des nids naturels d'oiseaux de rivage, due à un prédateur commun.

À l'Île Bylot, les renards arctiques ont une réponse d'agrégation numérique à la colonie d'ois (Giroux, 2007), et l'activité des renards dans la colonie augmente dans les années de faible abondance de lemming. Avec une variation spatiale dans la densité des nids d'ois, c'est probable que, dans les années de faible abondance de lemming, les renards soient attirés

aux sites où leurs proies alternatives sont les plus abondantes. Il est donc possible que le risque de prédation de proies augmente à mesure que la densité de nids d'oies augmente, et ce, en raison d'une augmentation de l'activité des prédateurs.

Hypothèse 3) Le risque de prédation par le renard arctique et la survie des nids d'oiseaux de rivage sont influencés par l'abondance de proies alternatives, c'est à dire, les œufs de la grande oie de neige, quand la proie préférée (lemming) est à faible abondance.

Prédiction 3a) L'activité du renard augmentera avec la densité des nids d'oies.

Prédiction 3b) Le risque de prédation augmentera avec la densité des nids d'oies.

Objectif 4) Examiner les compromis entre la distance de migration et le risque de prédation pour les migrateurs à longue distance nichant dans l'Arctique canadien.

Avec l'avènement de nouvelles technologies comme les transmetteurs satellites, les écologistes en apprennent de plus en plus sur les prouesses des oiseaux migrateurs. Récemment, des vols continus (sans arrêts) de 11,000 km de barges rousses *Limosa lapponica* ont été enregistrés (Gill *et al.*, 2005) et des vols annuels incroyables de 35,000 km ont été documentés pour les sternes arctiques (*Sterna paradisaea*; Egevang *et al.*, 2010). Même si nous sommes maintenant en mesure de documenter ces migrations magnifiques, les motifs qui poussent les oiseaux à entreprendre ces longues migrations énergétiquement coûteuses demeurent un grand mystère. Dans le contexte de la théorie des stratégies biodémographiques, les coûts de la migration doivent être compensés par les avantages cumulatifs de reproduction (Stearns, 1989).

Hypothèse 4) Les coûts d'une longue migration sont compensés par la diminution de la pression de prédation en allant vers le Nord.

Prédiction 4) Le risque de prédation diminue avec la latitude.

SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude principal est situé dans le Parc National de Sirmilik sur l'Île Bylot (73°08'N, 80°00'N; Figure 0.4) au nord de l'Île de Baffin (Nunavut, Canada). Avec une superficie totale de 11000 km², la plupart de la surface de l'Île est dominée par des hautes montagnes et des glaciers à l'exception d'une plaine au sud-ouest (1600km²). Celle-ci est caractérisée par de la toundra mésique, des marres polygonales dans des vallées glacières et de la toundra mésique et xérique de faible élévation (Tremblay *et al.*, 1997). Contrairement aux autres environnements du Haut-Arctique, la faune et la flore de l'Île Bylot sont assez diverses et comptent 360 espèces de plantes, 10 espèces de mammifères et 74 espèces d'oiseaux (Zoltai, McCormick & Scotter, 1983).

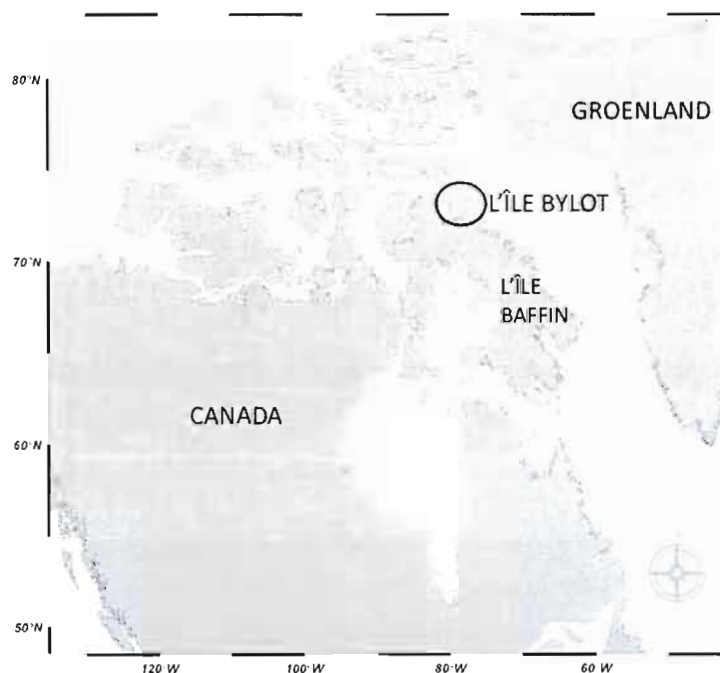


Figure 0.4 Site d'étude : l'Île Bylot, NU, (73°08'N, 80°00'N) au nord de l'Île Baffin, NU.

La plaine sud de l'Île Bylot héberge une des plus grandes colonies d'oies dans l'Arctique canadien. Chaque été, environ 55 000 grandes oies des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) nichent sur l'île (Reed, Hughes & Boyd, 2003). On y trouve aussi une communauté d'oiseaux de rivage particulièrement diverse pour un site du Haut-Arctique avec 11 espèces nicheuses. Les oiseaux de rivage les plus abondants sont: le bécasseau de Bairds (*Calidris bairdi*), le bécasseau à croupion blanc (*Calidris fuscicollis*) et le pluvier doré (*Pluvialis dominica*). La communauté de passereaux est principalement dominée par le bruant lapon (*Calcarius lapponicus*). La communauté d'oiseaux prédateurs comprend; labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*), goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), grand corbeau (*Corax corax*), harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*), buse pattue (*Buteo lagopus*) et faucon pèlerin (*Falco peregrinus*). Pour les mammifères, deux espèces de lemmings sont présents toute l'année; le lemming brun (*Lemmus sibiricus*) et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*). Les populations de ces deux espèces suivent des cycles de 3 à 4 ans, mais l'amplitude des cycles est plus prononcée pour le lemming brun, qui peut varier de 0.2 to 1.2 individus par hectare (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2010). L'abondance du lemming variable varie entre 0.07 to 0.34 individus par hectare (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2010). La communauté de mammifères prédateurs inclue principalement le renard arctique (*Alopex lagopus*), avec jusqu'à 20 tanières reproductives chaque été sur une superficie de 425km² (Szor, Berteaux & Gauthier, 2007), et l'hermine arctique (*Mustela erminea*) dont la population n'est pas bien connue.

Avec cette diversité sur l'île Bylot, ce n'est pas surprenant qu'en 1988, un groupe de chercheurs aient initié un suivi écologique à long terme sur l'île Bylot; le camp de recherche principal (Camp 1) dans la vallée de Qarlikturvik (73°N, 80°W) et, quelques années plus tard, un deuxième site située 30 kilomètre au sud, à côté de la colonie d'oies. Aujourd'hui, le programme d'études écologiques et le suivi environnemental de l'île Bylot est un des suivis les plus importants et les plus longs dans l'Arctique canadien. En 2007, au cours de l'Année Polaire Internationale (IPY 2007-2009), le suivi environnemental à Bylot s'est joint à un réseau international (projet ArcticWOLVES) dans le but d'étudier les relations trophiques et les changements climatiques dans l'Arctique circumpolaire. Grâce à cette collaboration, les

données utilisées pour un des chapitres de cette thèse ont été récoltées à plusieurs sites dans l'Arctique canadien le long d'un gradient latitudinal de >3300km. Ces sites, du sud au nord sont; l'Île Akimiski (53°N, 81°W), Churchill (59°N, 94°W), l'Île Coats (63°N, 82°W), l'Île Southampton (64°N, 81°W), l'Île du Prince Charles (67°N, 80°W), l'Île Bylot (73°N, 80°W) et l'Île d'Ellesmere (Alert, 82°N, 62°W).

LES OISEAUX DE RIVAGE À L'ÎLE BYLOT

L'Île Bylot offre une belle opportunité pour étudier les l'effet des interactions trophiques sur le risque de prédation et la survie des nids d'oiseaux de rivage. Les vallées glacières de l'Île possèdent d'excellents habitats pour ces oiseaux grâce à des milieux humides et une toundra mésique. Les limicoles arrivent généralement à l'Île Bylot vers la fin mai et le début juin, lorsque les première zones de toundra dégagées de neige apparaissent dans les vallées (Drury, 1961). Les premières espèces à être observées sont souvent les bécasseaux de Baird et les pluviers bronzés (LM, JB données non-publiées). Quelques jours plus tard, les bécasseaux à croupion blanc arrivent (LM, JB données non-publiées).

a)



b)



Figure 0.5 a) Bécasseaux de Baird et b) bécasseaux à croupion blanc à l'île Bylot, NU.

Dès leur arrivée, la majorité des oiseaux s'empressent de se nourrir afin de regagner les réserves corporelles qu'ils ont perdues au cours de leur longue migration (Morrison, 2006). En début de saison, les ressources alimentaires peuvent être un facteur limitant pour la reproduction des limicoles (Klaassen *et al.*, 2001). La disponibilité de nourriture peut être faible étant donné que la toundra est encore gelée et que plusieurs sites sont encore couverts de neige (Høye & Forchhammer, 2009 ; Møller *et al.*, 2007a). En reconstruisant leurs réserves, les limicoles doivent également chercher et défendre leur partenaire, leur nid et leur territoire d'alimentation. Les limicoles pondent généralement 4 œufs qui vont éclore 21 jours plus tard chez les bécasseaux et 25 jours plus tard chez les pluviers (Drury, 1961 ; McKinnon & Bêty, 2009). La période de ponte est importante car les limicoles doivent synchroniser la période d'éclosion de leurs œufs avec le pic d'abondance de ressources alimentaires afin que leurs jeunes puissent avoir accès à une nourriture abondante. Malgré que le moment propice à l'éclosion est critique pour la croissance et la survie des jeunes, il est encore plus important pour les limicoles d'assurer la survie de leur nid jusqu'à l'éclosion. Chaque chapitre de cette thèse vise à comprendre les effets des interactions trophiques sur cette phase critique dans la reproduction des limicoles.

MÉTHODOLOGIE

Les objectifs de cette thèse étaient d'examiner les effets directs et indirects de la prédation sur une communauté d'oiseaux de rivage (limicoles) nichant dans l'Arctique. Pour atteindre ces objectifs, nous avons examiné l'effet de plusieurs variables explicatives (l'abondance des proies alternatives, l'abondance des prédateurs à fine échelle, et à large échelle etc.) sur deux variables dépendantes, 1) le risque de prédation sur les nids de limicoles et 2) la survie des nids de limicoles. Même si ces deux variables dépendantes sont reliées (la survie des nids dépend en partie du risque de prédation), ils nous donnent deux types d'information écologiquement bien distinctes et complémentaires. À travers les quatre principaux chapitres de cette thèse nous avons utilisé des nids artificiels pour mesurer le risque de prédation relatif contrasté par traitements (caméra), sites ou années, et nous avons

comparé les estimés de survie de nids naturels de deux espèces de limicoles en tenant compte du traitement (caméra), du site ou des années.

Pour les nids naturels, le succès n'est pas seulement déterminé par le risque de prédation, mais par une combinaison de facteurs, dont les capacités de défense du nid (Kis, Liker & Székely, 2000), le degré de soins parentaux (Smith, Gilchrist & Smith, 2007), la durée d'incubation (Schamel & Tracy, 1987) et la fréquence des pauses d'incubation (Martin, Scott & Menge, 2000). Dans l'Arctique, l'utilisation de nids artificiels peut fournir une mesure fiable du risque de prédation relatif car ils nous permettent de contrôler pour l'hétérogénéité associée à des nids naturels (temporelle, spatiale, inter-spécifiques et intra-spécifique des différences de comportement; McKinnon *et al.*, 2010a). En terme d'analyses statistiques des données issues des nids artificiels, nous avons utilisé une approche basée sur le modèle à hasard proportionnel de Cox (Cox, 1972 ; Heisey, Shaffer & White, 2007). Cette méthode est traditionnellement employée dans un contexte expérimental en recherche médicale, entre autre pour fournir une évaluation des facteurs de risque associés aux différents traitements médicamenteux. En écologie, cette approche apparaît ainsi largement indiquée pour les expériences sur la prédation visant à déterminer si un facteur accroît la vulnérabilité à la prédation (Fox, 2001).

Afin d'estimer la survie des nids naturels, nous avons utilisé une approche différente dans le but de 1) renforcer la distinction conceptuelle entre nos mesures du risque de prédation et de survie des nids et 2) de fournir des estimations standardisées de survie des nids pour faciliter les comparaisons avec les études passées et futures. Des travaux antérieurs ont utilisé une approche basée sur tableaux de contingence afin de déterminer s'il existait des différences entre la proportion de nids qui ont survécus ou non à la fin de l'étude (Keedwell et Sanders 2002, Sanders et Maloney, 2002). Cependant, parce que les nids arrivés à terme et ceux qui n'ont pas abouti ne sont pas trouvés avec la même probabilité, cette méthode conduit à un biais à la hausse lors de l'estimation du succès de nidification (Mayfield 1961, Mayfield, 1975). Une autre méthode pour estimer le succès de nidification est de calculer un taux de survie journalière du nid défini comme la probabilité qu'un nid survive sur une période de 1 jour. La méthode de Mayfield (Mayfield 1961, Mayfield 1975) fourni des estimés de survie journalière pour la période où les nids sont suivis et est devenue l'une des

mesures standard de survie des nids dans les études ornithologiques actuelles. Pour tester les effets de différentes variables explicatives sur la survie journalière des nids, nous avons pris avantage de la méthode présentée par Dinsmore et al. (2002) et disponible dans le logiciel MARK (White & Burnham, 1999). Cette approche permet d'ajuster sur la base de nos données une série de modèles qui diffèrent par les variables impliquées pour expliquer la survie de nid et ultimement sélectionner le modèle le plus parcimonieux sur la base du critère d'information d'Akaike (1974).

PLAN DES CHAPITRES DE LA THÈSE

Chapitre I: L'identification des prédateurs au nid des limicoles nichant dans l'Arctique et l'effet du suivi avec caméra sur le succès de nidification.

Considérant l'importance de la prédation dans l'écologie des oiseaux, il est étonnant de constater la rareté des données sur l'identité des prédateurs de nids. Bien que les caméras aient été utilisées dans l'Arctique depuis 25 ans (Cartar & Montgomerie, 1985), ce n'est pas toujours une pratique habituelle d'identifier les prédateurs dans les études de l'écologie de la reproduction des oiseaux. Même si la technologie était disponible depuis longtemps, c'est seulement récemment qu'elle est devenue plus accessible en termes de flexibilité et de prix. L'importance d'identifier les prédateurs de nids ne peut être sous-estimée. Quand le spectre des prédateurs potentiels est grand, il devient difficile, voire impossible, de détecter les mécanismes qui génèrent des variations dans le taux de prédation des nids. Par exemple, les nids de paruline de Swainson (*Limnothlypis swainsonii*) sont attaqués par trois principaux prédateurs, vacher à tête brun (*Molothrus ater*), les couleuvres (*Elaphe obsoleta*) et des rapaces (Benson, Brown & Bednarz, 2009). Peu de facteurs explicatifs du succès de nidification pouvaient être trouvés en analysant l'ensemble des données. Par contre, quand les données étaient séparées par type de prédateurs, les causes de la variation du succès de nidification étaient beaucoup plus claires avec des mécanismes propres à chaque prédateur (Benson, Brown & Bednarz, 2009). Cet exemple montre clairement l'importance de

l'identification des prédateurs pour comprendre les processus écologiques à la base du succès de reproduction des oiseaux.

Le premier chapitre de la thèse « Effect of camera-monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests » fut publié en septembre 2009 dans le périodique *Journal of Field Ornithology*. Cet article documente le principal prédateur des nids de limicoles identifié dans notre système (le renard arctique). Il démontre également que notre méthode d'identification des prédateurs n'a eu aucun effet apparent sur le succès de nidification des limicoles. Cet article est un support essentiel pour le troisième chapitre de la thèse où nous examinons les liens indirects entre les limicoles et les lemmings, via leur principal prédateur commun, le renard arctique.

Chapitre II: L'influence de l'abondance de lemmings sur la prédation des nids de limicoles nichant dans le Haut-Arctique: un test de l'hypothèse des proies alternatives.

L'hypothèse des proies alternatives suggère que la réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs à la fluctuation des populations de rongeurs peut influencer la variation annuelle du risque de prédation sur les proies alternative telles que les œufs d'oiseaux (Angelstam, Lindstrom & Widen, 1984 ; Lack, 1954). Dans le premier chapitre, j'ai montré que le renard arctique était le seul prédateur des nids de limicoles pendant la période d'étude. Ce résultat nous a permis de tester une prédiction de l'hypothèse des proies alternatives à savoir que le succès de nidification des limicoles est influencé par les cycles de lemmings via des interactions trophiques indirectes (pression de prédation par le renard arctique plus élevée dû à une diminution de l'abondance de lemmings, leur principale proie). Ici, on a utilisé des nids artificiels pour mesurer la variation interannuelle dans le risque de prédation et on a suivi de nids naturels de deux espèces de limicoles aux deux sites sur l'Île Bylot, et ce, pour 5 années consécutives. Nous avons montré que l'abondance des lemmings a eu un effet significatif sur la variation interannuelle du risque de prédation et de la survie journalière des nids naturels. Une combinaison des résultats des nids artificiels et des nids naturels indique que les fluctuations des populations de rongeurs ont effectivement un effet sur la pression de prédation et le succès de nidification sur les œufs d'oiseaux de rivage à l'Île Bylot.

Chapitre III: Interactions entre les proies préférées, les proies alternatives et les proies accidentelles : l'évidence expérimentale d'une hypothèse des proies alternatives hiérarchiques.

Une compétition apparente entre les espèces due à un prédateur partagé est supposé de se produire davantage dans des environnements pauvres définis par une faible densité de proies préférées où les prédateurs sont contraints de fourrager de façon opportuniste. Sur l'Île Bylot, une réponse numérique et fonctionnelle des prédateurs aux proies préférées (lemmings) affecte le risque de prédation sur des proies alternatives (les œufs d'oies; Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2004). Compte tenu de l'existence d'une réponse d'agrégation numérique à la colonie d'oies (Giroux, 2007), nous avons émis l'hypothèse que le risque de prédation pour des proies accessoires augmente à mesure que la densité des nids d'oies augmente, et ce, en raison de la concurrence apparente. Pour examiner cette relation, nous avons mesuré le risque de prédation au moyen d'une surveillance des nids artificiels placés dans des parcelles variant en densité de nids d'oies. Cette surveillance s'est étalée sur 3 ans au cours desquels l'abondance de lemmings diffère d'une année à l'autre. Selon nos résultats, le risque de prédation augmente avec la densité de nids d'oies, mais seulement au cours des années de baisse ou de faible abondance de lemmings. La surveillance de l'activité des prédateurs avec des caméras dans chaque parcelle a confirmé que l'activité du renard arctique augmente avec l'augmentation de la densité de nids d'oies.

Chapitre IV: Le risque de prédation augmente avec la latitude pour les limicoles nichant dans l'Arctique.

Le quatrième chapitre de la thèse «Experimental evidence for declines in nest predation risk with latitude for arctic-nesting shorebirds » fut publié en janvier 2010 dans le périodique *Science*. Basée sur les données de prédation des nids artificiels récoltées aux différents sites au long d'un gradient latitudinal, cette étude a permis de quantifier une diminution progressive du risque de prédation des nids en relation avec la latitude croissante dans l'Arctique canadien. Dans le contexte de l'évolution des stratégies biodémographiques, l'étude a démontré comment cette diminution de risque de prédation des nids peut

contrebalancer les coûts de la migration de longue distance des oiseaux nichant dans l'Arctique. Ce chapitre est aussi accompagné par une réponse qui a été publiée dans *Science* en mars 2010, suite à une critique de l'utilisation des nids artificiels. Cette réponse nous a donné l'opportunité de discuter les mérites de l'utilisation des nids artificiels pour mesurer le risque de prédation. On discute aussi la relation entre le risque de prédation et le succès de nidification, deux mesures qui sont souvent mal interprétées dans la littérature.

Chapitre V: Discussion

Ce chapitre résume les contributions de la thèse à l'écologie des communautés dans l'Arctique et suggère de nouvelles voies pour de futures études.

PARTIE I EFFETS DE L'ABONDANCE DE PROIES ALTERNATIVES SUR LA
PREDATION DES NIDS D'OISEAUX DE RIVAGE A L'ECHELLE LOCALE

CHAPTER I
EFFECT OF CAMERA-MONITORING ON SURVIVAL RATES OF HIGH-ARCTIC
SHOREBIRD NESTS

Laura McKinnon and Joël Bêty

[*Journal of Field Ornithology* 2009. 80(3):280–288.]

Le suivi des nids d'oiseaux avec des caméras de surveillance permet d'identifier la cause d'échec des nids et d'enregistrer le comportement des individus. Toutefois, laisser un objet en permanence à portée de vue d'un nid pourrait avoir des effets négatifs sur le succès de nidification. Dans cette étude, nous avons comparé le taux de survie quotidien des nids surveillés par caméras à celui des nids suivis seulement par des visites humaines afin de tester les effets potentiels de la caméra sur le taux de prédation. De 2006 à 2008, des expériences ont été menées à l'île Bylot (Nunavut) en utilisant 80 nids artificiels et 53 nids naturels de bécasseaux de Baird (*Calidris bairdii*) et de bécasseaux à croupion blanc (*C. fuscicollis*). Le taux de prédation sur les nids artificiels et naturels a varié considérablement selon les années. Toutefois, le taux de survie des nids surveillés par une caméra n'était pas différent de celui des nids suivis sans caméra. Les prédateurs de nids artificiels ont été le renard arctique (*Alopex lagopus*), le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*) et le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), tandis que les renards arctiques ont été responsables de tous les événements de prédation enregistrés par les caméras aux nids naturels. Le suivi par caméra de surveillance devrait être reconnu comme une méthode viable pour la surveillance des nids d'oiseaux de rivage de l'Arctique parce que nos résultats indiquent que l'installation de caméras proche des nids ne biaise pas les estimations de survie des nids obtenues au moyen de visites de nids.

1.1 ABSTRACT

Monitoring bird nests with cameras provides an opportunity to identify the cause of nest failure and record the behavior of individuals. However, leaving an object continuously within sight of a nest could have potential negative effects on nesting success. We compared daily survival rates of nests monitored using cameras and human visitation to nests tracked via human visitation only to test for potential additional effects of camera-monitoring on predation rates. From 2006 – 2008, experiments were conducted on Bylot Island (Nunavut) using 80 artificial nests and 53 real nests of Baird's sandpipers (*Calidris bairdii*) and white-rumped sandpipers (*C. fuscicollis*). Rates of predation on real and artificial nests varied considerably among years. However, survival rates of camera-monitored nests did not differ from those of nests monitored without cameras. Predators of artificial nests included arctic foxes (*Alopex lagopus*), glaucous gulls (*Larus hyperboreus*), and long-tailed jaegers (*Stercorarius longicaudus*), whereas arctic foxes were responsible for all camera-recorded predation events at real nests. Camera monitoring should be promoted as a viable method for monitoring nests of arctic shorebirds because our results indicate that placing cameras at nests does not bias estimates of nest survival obtained via nest visits.

1.2 INTRODUCTION

Obtaining estimates of avian nest survival generally requires repeated visits to the same nest to determine nest fate (Mayfield, 1961 ; Mayfield, 1975). As such, effects of investigator disturbance are common in studies of nesting birds (Bêty & Gauthier, 2001 ; Götmark, 1992 ; Major, 1990). Although nest survival models are able to partly incorporate the effects of observer visits (Rotella, Taper & Hansen, 2000), observer effects may reduce the reproductive success of the individuals studied (Major, 1990 ; Tulp, Schekkerman & Klaassen, 2000). Reducing this bias is therefore important, especially when studying declining populations where accurate vital rate information is needed.

Recently, many investigators have monitored nests with cameras to identify predators and limit the number of nest visits (Keedwell & Sanders, 2002 ; McQuillen & Brewer, 2000 ; Richardson, Gardali & Jenkins, 2009 ; Sanders & Maloney, 2002 ; Stake & Cimprich, 2003). Monitoring nests with cameras can decrease the number of visits to nests, while simultaneously recording otherwise unobtainable information on feeding ecology, nesting behavior, and nest predation (review in Cutler & Swann, 1999). However, leaving an object continuously within sight of a nest may affect the probability of predation (Herranz, Yanes & Suarez, 2002).

Monitoring nests with cameras may increase the probability of nest predation if cameras attract predators. If cameras are conspicuous, predators may learn to associate cameras with nests, thereby increasing predation rates (Cartar & Montgomerie, 1985). Alternatively, placing conspicuous markers at nests could decrease the probability of predation via 'trapshyness' (Hernandez, Rollins & Cantu, 1997 ; Sequin *et al.*, 2003), where some predators may avoid cameras or other surveillance units. In a recent review and meta-analysis of camera effects on temperate-breeding songbirds, Richardson *et al.* (2009) also found evidence suggesting that camera-monitoring reduced nest predation rates.

If monitoring nests with cameras affects nest survival, these effects may be particularly evident for arctic-nesting birds such as shorebirds that nest primarily in areas with little to no cover (Cartar & Montgomerie, 1985 ; Smith, Gilchrist & Smith, 2007). Identifying shorebird

nest predators and determining the possible effects of camera monitoring on nest predation, over and above that of observer effects, could be important for accurate vital rate estimation of declining shorebird populations (Liebezeit & Zack, 2008).

Our primary objective was to compare the survival rates of nests monitored using cameras and human visitation to nests tracked via human visitation only to test for potential additional effects of camera-monitoring on predation rates. Experiments were conducted using artificial nests and the real nests of Baird's sandpipers (*Calidris bairdii*) and white-rumped sandpipers (*C. fuscicollis*). We also examined the relative importance of predators based on camera-recorded predation events at real and artificial shorebird nests.

1.3 METHODS

Our study was conducted during from 2006 - 2008 in an 8-km² study area in the Qarlikturvik Valley located within the Bylot Island Migratory Bird Sanctuary in Sirmilik National Park (72° 53 N, 78° 55 W), Nunavut territory, Canada. The valley is characterized by lowlands composed of mesic tundra and polygonal wetlands and uplands dominated by mesic and xeric tundra (Tremblay *et al.*, 1997). On Bylot Island, the two most abundant nesting shorebirds are Baird's and white-rumped sandpipers. Both species nest on the ground in small scrapes devoid of nest cover at relatively low densities (<10 nests/km²). Potential predators of shorebird eggs on Bylot Island include arctic foxes (*Alopex lagopus*), ermine (*Mustela erminea*), sandhill cranes (*Grus canadensis*), glaucous gulls (*Larus hyperboreus*), long-tailed jaegers (*Stercorarius longicaudus*), parasitic jaegers (*S. parasiticus*), and common ravens (*Corvus corax*).

Artificial nests. In 2006 and 2008, artificial nest experiments were conducted to determine if the presence of a camera affected the risk of predation while controlling for spatial, temporal, and behavioral heterogeneity associated with real nests. Artificial nests ($N = 40$) were randomly placed in upland mesic habitat, 10 each within four 1-km² blocks, covering a total area of approximately 4-km² in our 8-km² study area. Each artificial nest consisted of two quail (*Coturnix japonica*) eggs placed in a small depression (scrape) on the

tundra. A nail wrapped in florescent orange flagging tape was inserted into the ground in the middle of each scrape under the eggs so depredated nests could be easily relocated. All nests were marked with a 12-cm wooden stick (medical tongue depressor) inserted into the ground 5 m from the nest. Also, a natural object (feather or rock) was placed approximately 2 m from the stick on the opposite side of nests. Artificial nests were deployed during the late shorebird incubation period (16 July 2006 and 24 July 2008) between 20:00 and 23:00, and were visited daily for eight consecutive days.

Real nests. We searched for the nests of Baird's and white-rumped sandpipers during the early laying and incubation periods. Nests were marked as described for artificial nests, but no nail was inserted in the ground under the eggs. Incubation stage was estimated for each nest using the flotation method (Liebezeit *et al.*, 2007). The duration of the incubation period is 21 days for both species and chicks generally leave the nest within 24 hours of hatching (Moskoff and Montgomerie 2002, LM and JB unpublished data). Nests were visited every 2 – 5 days during incubation. Within two days of the estimated hatch date, nests were visited daily to maximize the probability of recording nest outcome (overall mean nest visit frequency = 2.1 ± 0.9 in 2006 and 4.3 ± 0.9 in 2007). If an empty nest was found near the date of hatching, determining if the nest was successful or had been depredated just prior to hatching was difficult. Nests were considered successful (at least one egg hatched) if one or more of the following criteria were met: 1) chicks were found in the nest, 2) remnants of egg shells were found in the nest material close to the estimated hatch date (Mabee, Wildman & Johnson, 2006), 3) eggs were hatching (starred and/or pipped) on the last date visited and the nest was empty on the next visit, and 4) the nest was empty on the last visit and the banded adult was later seen with chicks. A few nests ($N = 3$ in 2006 and $N = 1$ in 2007; three without cameras and one with a camera) were not included in our analyses because they were abandoned after adults were banded.

Treatment for artificial and real nests. Cameras (Model PM35T25, Reconyx, La Crosse, Wisconsin) were randomly assigned to half of the artificial nests in 2006 and 2008. Cameras were also assigned to every other real nest found during the incubation period in 2006 and 2007, and were placed at nests as soon as possible after nests were found and remained there until young fledged or the nest failed. Assigning cameras to every other real

nest allowed us to sample evenly across the incubation period, thus decreasing potential bias associated with nest age. Because any delay between nest finding and camera deployment can equalize nest survival among treatments, we tried to deploy cameras as fast as possible. For most camera-monitored nests (70%), deployment occurred within 24 hours of finding the nest. No nests failed during the interval between nest finding and camera deployment. In 2006, cameras were placed on the ground, 15 m from real nests and 10 m from artificial nests as a precautionary measure, but were moved closer (5 m from real and artificial nests) in 2007 and 2008. Cameras were equipped with a Passive InfraRed (PIR) motion detector housed in a muted green, waterproof plastic case (16 x 10 x 22 cm) that was well camouflaged. In 2006, cameras at artificial nests were placed on a tripod (0.75-m high) and equipped with an external trigger housed in a black plastic case (5.5 x 7 x 12.5 cm). The external trigger extended from the camera to the nest via a 5-m grey cable. When triggered, cameras were programmed to take five photos as fast as possible (up to 5 per sec). In addition, one photo was taken every 10 sec (except for artificial nests in 2006) in an attempt to capture any non-motion-triggered predation events. Artificial nests, with and without cameras, were visited daily. Real nests monitored with cameras were visited at approximately the same frequency (overall mean nest visit frequency = 1.7 ± 0.9 in 2006 and 2.5 ± 1.1 in 2007) as real nests without cameras (one sample *t*-test between treatments: 2006, $t_{38} = 1.1$, $P = 0.28$; 2007, $t_{11} = 2.1$, $P = 0.06$).

Predator identification. Shorebird nests and eggs were well camouflaged on the tundra and were not conspicuous in photos taken >5 m from nests. Hence, the position of each nest (real and artificial) was located on photos by having the camera take a picture of the observer pointing their hand in the position of the nest. Thus, when the nest was not clearly visible on the photos or the predator was not clearly photographed with eggs in its mouth, predator identification was confirmed by photos of the predator with its head situated at the specific nest site indicated by the observer. When these criteria were not met, but there was still evidence for a specific predator (i.e., a photograph of a predator was taken within a few meters of a depredated nest), the predator was recorded as identified with uncertainty. In 2008, we placed cameras at all real nests ($N = 10$) for predator identification (i.e., no test of camera effects was conducted).

Statistical analyses. Differences in predation risk between treatments for artificial nests were calculated using Cox proportional hazards regression (Cox, 1972; PROC PHREG in SAS ; Heisey, Shaffer & White, 2007). Cox proportional hazards regression is ideal for predation experiments designed to determine if an applied treatment increases vulnerability to predation (Fox, 2001a). The test is also advantageous for artificial nest experiments because it permits the incorporation of right-censored data points (nests that survive past the end of the study). One assumption of the Cox approach is that the survival and hazard functions being compared are proportional to each other (i.e., not time dependent). Violation of this assumption was tested graphically (Hess, 1995). As survival and hazard functions for year were not proportional, analyses were stratified by year.

For real nests, we were interested not only in measuring the relative risk of predation for nests with cameras, but, more importantly, how this risk affects daily nest survival, a more meaningful biological parameter. Daily nest survival estimates for real nests were estimated with the nest survival option of program MARK (Dinsmore & Dinsmore, 2007). Exposure days for camera monitored nests began the day the camera was placed at the nest to ensure that estimates were not artificially inflated by the incorporation of days monitored without cameras. We felt that this method of establishing exposure days provided the most conservative estimate of daily nest survival for camera-monitored nests. Exposure days for nests monitored without cameras began the day the nest was found. Only exposure days during the incubation period were included to decrease heterogeneity associated with nesting stage. When separated by species (Table 2.1), our sample size was not large enough to generate and select among complex nest survival models including nest age covariates and interactions. Nest survival estimates were thus derived from a simple model with year and treatment effects only. Daily nest survival estimates from this model were presented graphically and the significance of each effect (year and camera) was judged based on whether or not their coefficients had confidence intervals overlapping zero (Dinsmore & Dinsmore, 2007). All statistical tests are two-sided and statistical significance and confidence intervals (CI) are based on $P < 0.05$.

1.4 RESULTS

Artificial nests. The proportion of artificial nests depredated after an 8-day exposure period was high in both years (with and without cameras; Table 1.1). Survival function curves differed between years (Figure 1.1), but the difference was non-proportional (precluding the use of Cox regression to test for year effect). However, after only two days of exposure, the proportion of depredated nests differed between years ($\chi^2_1 = 15.7$, $P < 0.001$; Figure 1.1). When stratified by year, survival functions did not differ significantly between nests monitored with cameras and those without (likelihood ratio $\chi^2_1 = 0.5$, $P = 0.47$, Figure 1.1).

Table 1.1 Proportion of successful nests (success/total) by treatment, year, and species (Baird's and white-rumped sandpipers).

| Nest type | Year | Species | Camera | No Camera |
|-------------------------|------|--------------|-------------|-------------|
| Artificial ^a | 2006 | | 0/20 | 1/20 |
| | 2008 | | 4/20 | 3/20 |
| | | Total | 4/40 | 4/40 |
| Real | 2006 | Baird's | 0/13 | 3/14 |
| | | White-rumped | 0/6 | 0/7 |
| | | Total | 0/19 | 3/21 |
| | 2007 | Baird's | 4/5 | 3/3 |
| | | White-rumped | 3/3 | 1/2 |
| | | Total | 7/8 | 4/5 |

^a Artificial nests were considered successful if they were not depredated by the end of the 8-day exposure period.

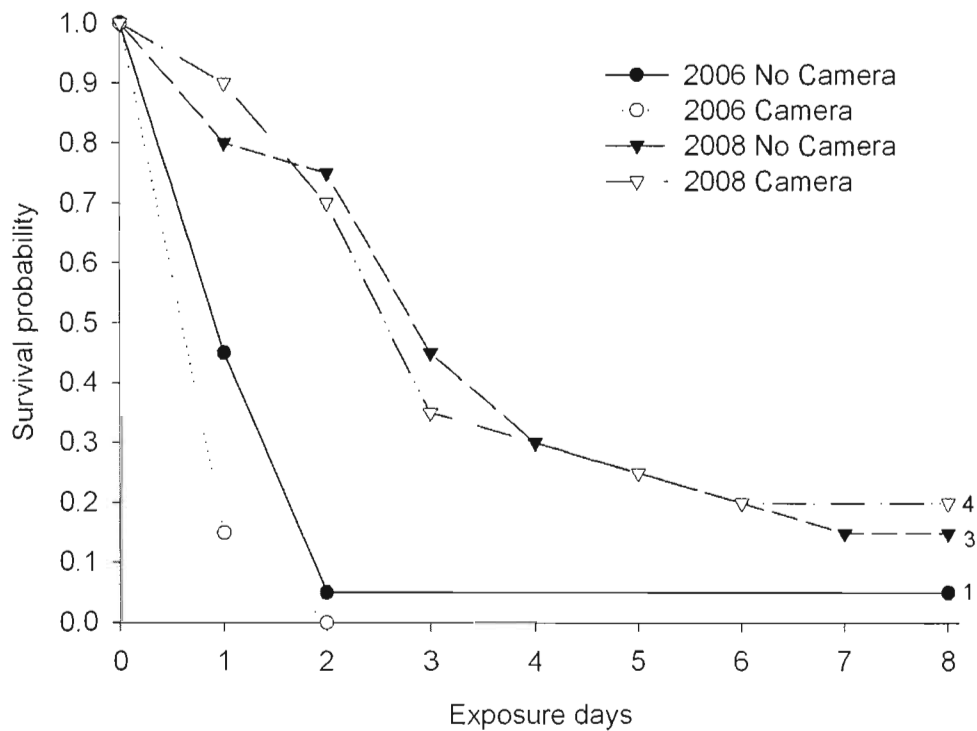


Figure 1.1 Survival probabilities for artificial nests with and without cameras in 2006 and 2008 ($N = 20$ per treatment per year). The number of nests that survived past the end of the experiment is indicated at day 8 for each of the survival curves.

Real nests. We located and monitored 53 nests. The proportion of successful nests and the daily nest survival rate varied between years for both species (Table 1.1, Figure 1.2), but no significant effect of camera-monitoring on daily nest survival was detected (Figure 1.2). Daily nest survival estimates for Baird's sandpipers differed between years (year effect = 3.41, 95% CI = 1.38 – 5.44), but no effect was detected between the two treatments (treatment effect = -0.58, 95% CI = -1.47 – 0.31). Daily nest survival estimates for white-rumped sandpipers differed between years (year effect = 3.26, 95% CI = 1.08 – 5.44), but no effect was detected between treatments (treatment effect = 0.35, 95% CI = -1.11 – 1.81)

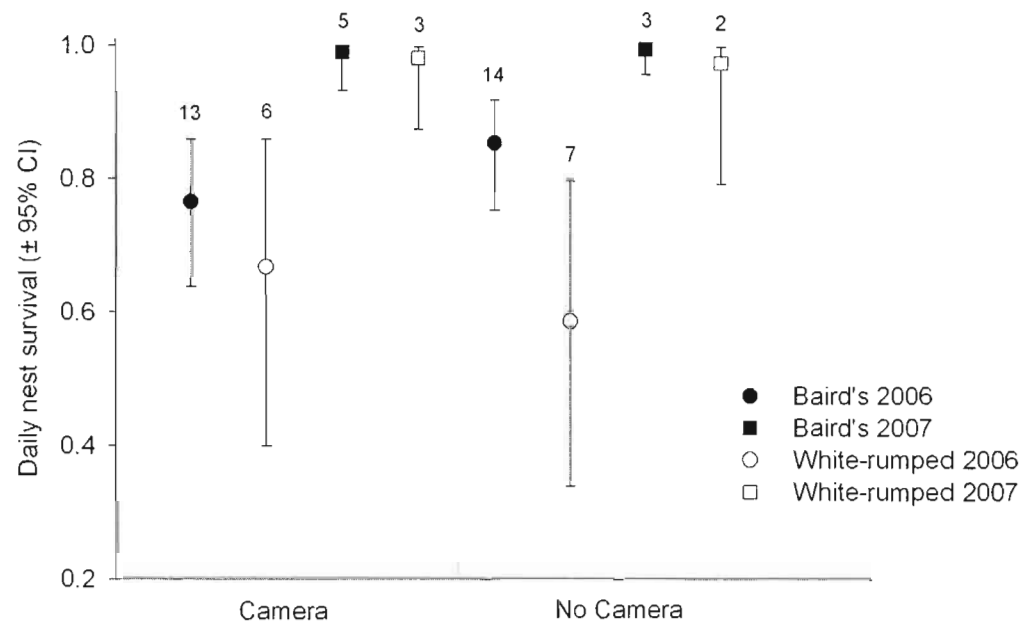


Figure 1.2 Daily nest survival of Baird's and white-rumped sandpiper nests monitored in 2006 and 2007, with and without cameras. Sample sizes are provided above each estimate.

Predators. For artificial nests, predator composition differed between years. Arctic foxes were responsible for all recorded predation events in 2006, whereas avian predators were most frequent in 2008 (Table 1.2, Figure 1.3). Three predation events were not recorded in 2006 because, for unknown reasons, the predator did not trigger the camera, and four nests were not depredated in 2008. Predator composition for real nests was consistent across years, with arctic foxes responsible for all camera-recorded predation events (Table 1.2). Only three predation events that occurred at camera-monitored real nests in 2006 and 2007 were not recorded due to poorly positioned cameras (i.e., nest outside of the field of vision).

Table 1.2 Relative importance of predators for artificial and real shorebird nests (predators not identified with certainty are noted in parentheses).

| | Artificial Nests | | Real Nests | | |
|------------------------|------------------|-----------|------------|----------|----------|
| | 2006 | 2008 | 2006 | 2007 | 2008 |
| Arctic foxes | 17 (10) | 2 | 16 (1) | 1(1) | 2 |
| Long-tailed jaegers | 0 | 11 (2) | 0 | 0 | 0 |
| Glaucous gulls | 0 | 3 (2) | 0 | 0 | 0 |
| Total | 17 | 16 | 16 | 1 | 2 |

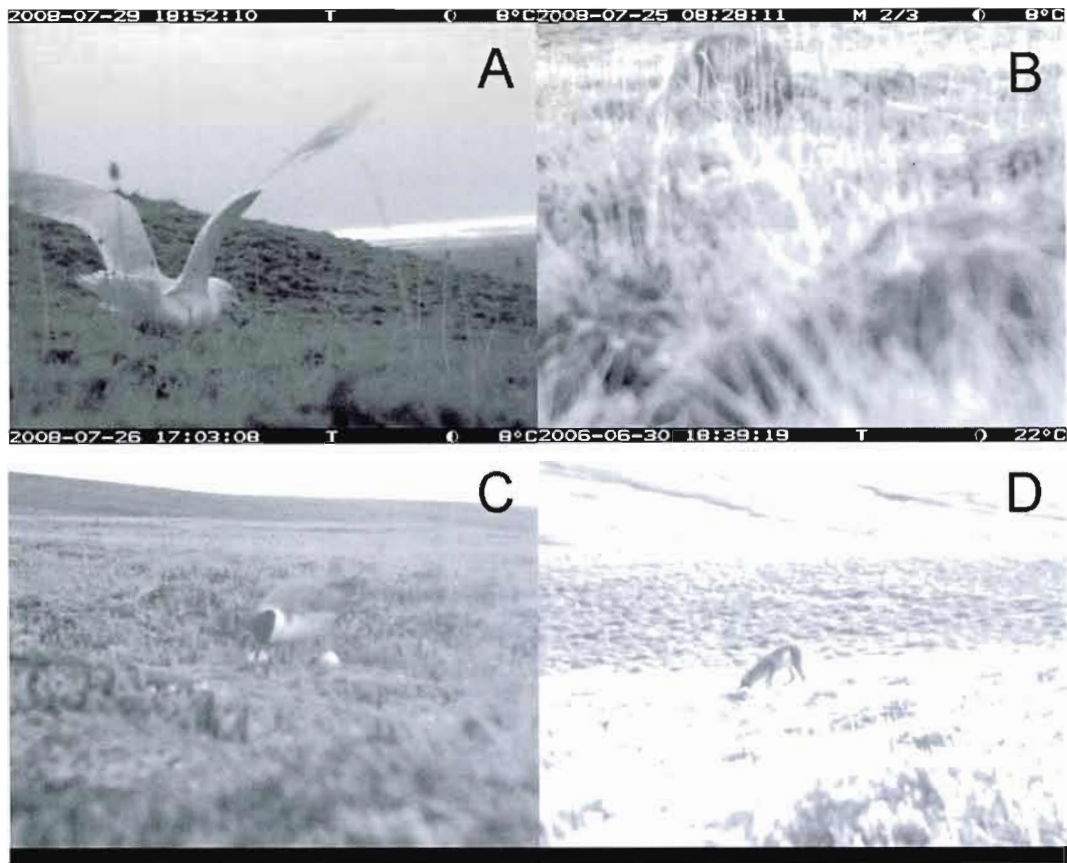


Figure 1.3 Photos of confirmed predators of artificial nests, glaucous gull (A), arctic fox (B) and long-tailed jaeger (C), taken at 5 m, and a photo of the only confirmed predator of real nests, arctic fox (D), taken at 15 m. In photos B and D, the fox's snout is located directly in the nest.

1.5 DISCUSSION

We found that camera-monitoring did not appear to affect egg predation rates for arctic shorebirds, over and above potential observer effects caused by human visitation. When controlling for the spatial, temporal, and behavioral heterogeneity associated with real nests, the presence of a camera did not affect the risk of predation on artificial nests. Moreover, despite smaller sample sizes, the same conclusion was reached for real shorebird nests, where differences in nest survival between nests monitored with and without cameras were minimal compared to natural inter-annual variation. The results of our experiments conducted in the

open arctic tundra thus concur with those of most studies conducted in temperate regions and suggest that nest survival is not significantly affected by the presence of cameras (Brown *et al.*, 1998 ; Coates, Connelly & Delehanty, 2008 ; Keedwell & Sanders, 2002 ; Pietz & Granfors, 2000 ; Thompson, Dijak & Burhans, 1999).

Two other studies of the effects of camera-monitoring on arctic-nesting shorebirds produced conflicting results. Cartar and Montgomerie (1985) reported evidence that cameras attracted predators to white-rumped sandpiper nests, with eight camera-monitored nests depredated and 11 nests without cameras not depredated. In contrast, Liebezeit and Zack (2008) reported that camera-monitoring had no effect on nest survival of shorebirds and songbirds nesting in a predator-dense Alaskan oilfield. The camera effect documented by Cartar and Montgomerie (1985) may have been driven by increased human activity around camera-monitored nests because they reportedly changed camera set-up three times in a 2.5-day period, each time moving the camera closer until they were within 2 m of the nest. In our study, as well as Liebezeit and Zack's (2008), cameras were always placed at least 5 m from nests. We tried to control human activity by keeping visit rates equal between nests monitored with cameras and those without. It could be argued that our visit rates may have increased nest predation rates (Tulp, Schekkerman & Klaassen, 2000) and affected our ability to detect camera effects. However, higher visit rates (if equal across treatments as in our study) were more likely to increase our ability to detect camera effects because the precision of daily nest survival estimates is greater when intervals between nest visits are short. In addition, even in years with low predation rates (2007 and 2008), we did not detect an effect of cameras.

Keedwell and Sanders (2002) reported no differences between video-monitored and human-visited nests for a ground-nesting shorebird (Banded Dotterels, *Charadrius bicinctus*) targeted primarily by mammalian predators. However, these authors suggested that sample sizes (limited by the number of cameras) may have been too small to detect differences. Our study of real nests also suffered from relatively small sample sizes, a common problem among many camera-effect studies (Richardson, Gardali & Jenkins, 2009). We tried to remedy this issue by conducting artificial nest experiments in addition to monitoring real nests and are thus more confident in our conclusion of no effect.

Liebezeit and Zack (2008) found that the primary nest predators of shorebird nests were arctic foxes. Similarly, all predators recorded at real nests in our study were arctic foxes. Although other types of predators could have been responsible for the three predation events that we failed to detect at real nests, we feel this is unlikely because 100% of the 19 recorded events across all three years were arctic foxes and we know that avian predators were adequately detected by cameras at artificial nests. The strong annual variation in daily nest survival estimates were thus likely linked to changes in the abundance and behavior of foxes that, at our study site, are influenced by cycles in lemming abundance (Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002). Lemming densities were indeed low in 2006, the year with the highest predation pressure, and densities were higher in 2007 and 2008 (G. Gauthier, unpubl. data), the years with lower predation pressure. Such bird-lemming interactions have been documented previously for other shorebird populations (Blomqvist *et al.*, 2002 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998).

Herranz *et al.* (2002) reported that artificial Common Wood Pigeon (*Columba palumbus*) nests monitored with non-camouflaged cameras had higher nest survival estimates than nests monitored with either camouflaged cameras or no cameras. These authors suggested that black-billed magpies (*Pica pica*), the main predator in their study, were regularly trapped and hunted by humans and thus may avoid conspicuous artificial objects. As also noted by Liebezeit and Zack (2008), we found no evidence of such avoidance by predators in our study area because camera-monitoring had no apparent effect on nest survival even when the relative importance of predators (avian vs. fox) changed between years. Arctic foxes were responsible for all recorded predation events at real nests in 2006 through 2008. However, predators of artificial nests included birds in 2008, possibly because of an increased population of nesting avian predators in that year (G. Gauthier and J. Bêty, unpubl. data). The difference in predators of real and artificial nests further supports our conclusion that cameras did not attract avian predators because these predators were never recorded at real nests during the study, i.e., if cameras attracted avian predators we would have expected avian predators at real nests as well. Finally, some cameras located at real nests in our study were visited and marked by foxes (with urine), possibly indicating a potential predator attraction phenomenon. However, the nests were nonetheless left untouched by the predators.

Monitoring nests with cameras provides several possible advantages over visiting nests, including less uncertainty in assigning nest fate and identifying predators. Lariviere (1999) reviewed the numerous problems associated with identifying predators from nest remains and strongly supported camera-monitoring as the only viable solution to accurate predator identification. Moreover, nest success for many species may be inferred by the number of membranes in a nest or other signs of hatching, such as small shell fragments (as in shorebirds; Mabee, Wildman & Johnson, 2006). In general, if a nest is visited one day and there are signs of hatching and, at the next visit the nest is empty, it is often assumed that the eggs successfully hatched and young fledged (as in this study). This, however, may not be the case. In 2008, we monitored several shorebirds nests with cameras. Two of these nests were considered successful based on our observation of at least one hatched chick in the nest and shell fragments found in the empty nest cup the day after chicks were sighted. All evidence pointed to successful hatching of all four chicks, except for photos of an arctic fox preying the chicks in the nests just hours after hatching. Of course, based on our definition of nest success, these were technically successful nests because the eggs hatched; the young just did not fledge.

Our results, and those several other studies, indicate that the negative effects of camera-monitoring on nest survival, if any, appear to be minimal relative to the benefits (Cutler & Swann, 1999 ; Keedwell & Sanders, 2002 ; Liebezeit & Zack, 2008 ; Pietz & Granfors, 2000 ; Richardson, Gardali & Jenkins, 2009 ; Thompson, Dijak & Burhans, 1999). We were able to detect changes in predator composition between years for artificial nests and confirm the identity of predators for real nests. However, we recommend that investigators considering the use of cameras for monitoring nests proceed with caution, especially in areas with higher predator densities and richness and when working with species of conservation concern. In such cases, we recommend preliminary tests like those in our study, as well as consideration of other potentially important factors, such as camera positioning (distance from the nest) and camera camouflage. If the presence of cameras is determined to have no apparent additional effect on nest survival, above and beyond human monitoring, then the number of nest visits can be reduced or even eliminated to minimize potential disturbance effects.

CHAPTER II

PREDATOR-MEDIATED COMPETITION BETWEEN LEMMINGS AND SHOREBIRDS: A TEST OF THE ALTERNATIVE PREY HYPOTHESIS

Laura McKinnon, Dominique Berteaux, Gilles Gauthier and Joël Bêty

(À soumettre pour publication)

L'hypothèse des proies alternatives suggère que la réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs aux fluctuations des populations de proies influence le risque de prédation annuel sur d'autres proies comme les œufs d'oiseaux. Les études sur les populations d'oiseaux dans l'hémisphère oriental ont fourni des évidences à l'appui de cette hypothèse, cependant, il y a beaucoup moins d'évidences pour les populations de l'hémisphère occidental. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la pression de prédation sur les nids d'oiseaux de rivage dans le Haut-Arctique canadien augmente à mesure que l'abondance de lemmings diminue, et ce, en raison de la compétition apparente entre les lemmings et les oiseaux de rivage par le biais de leur principal prédateur commun, le renard arctique. Sur une période de 5 ans à l'île Bylot, Nunavut, Canada, nous avons montré que l'abondance de lemmings a un effet négatif significatif sur le risque de prédation tel que mesuré à l'aide de nids artificiels. De même, la variation interannuelle de la survie journalière des nids d'oiseaux de rivage était mieux expliquée par l'abondance de lemmings. En effet, la survie journalière des nids était plus basse dans les années de faible abondance de lemmings. La probabilité de survie des nids artificiels était reliée négativement à l'abondance de renards, mais positivement reliée à l'abondance d'oiseaux prédateurs, possiblement à cause d'un phénomène d'exclusion des prédateurs par les prédateurs aviaires. En combinant les résultats des nids naturels et artificiels, nos données indiquent que les fluctuations de populations de lemmings ont effectivement un effet indirect sur la pression de prédation exercée sur les œufs d'oiseaux de rivage, mais les mécanismes qui génèrent cette relation méritent une recherche plus approfondie.

2.1 ABSTRACT

The Alternative Prey Hypothesis (APH) suggests that the functional and numerical response of predators to fluctuating rodent populations may drive annual variation in predation pressure on other available prey such as bird eggs. Most studies that have provided evidence supporting the APH in arctic bird populations have been conducted in the eastern hemisphere and considerably less evidence for APH has emerged from western hemisphere populations. We tested the hypothesis that predation pressure on shorebird nests would increase as lemming abundance decreases due to apparent competition between lemmings and shorebirds via their shared predators in the eastern Canadian High Arctic. Over a period of 5 years on Bylot Island, Nunavut, Canada, we found that lemming abundance had a significant negative effect on predation risk as measured by artificial nests. Survival probabilities of artificial nests were also negatively related to fox abundance but positively associated with the abundance of breeding avian predators, likely due to predator exclusion around avian predator nests. Models of daily nest survival for real nests also indicated that inter-annual variation in nest survival was best explained by lemming abundance. Combining results from both artificial and real nests indicate that fluctuations in lemming populations likely have an indirect effect on predation pressure on shorebird eggs in the Canadian High Arctic though mechanisms explaining the observed relationship require further investigation.

2.2 INTRODUCTION

Optimal foraging theory predicts that when faced with two prey types, predators should maximize consumption of high quality and easy to capture prey, maximizing nutritional value while at the same time reducing energetic costs of capture (Macarthur & Pianka, 1966). If two prey of equal nutritional value and equal capture costs are available, the factor determining the choice of prey will likely be the relative density of the two prey types. Predators will focus on the higher density prey, until this prey is depleted below a certain density threshold, at which time, the predator will switch to another higher density prey (Murdoch, 1969). While experimental (Bergelson, 1985 ; Hughes & Croy, 1993 ; Joern, 1988) and indirect evidence (Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998) for predator switching has been previously documented in vertebrates, more recent studies have now provided direct observations of predator switching via coupling behavioural observations with detailed studies of predator and prey abundance in systems where prey cycle naturally (Bêty *et al.*, 2002 ; Underhill *et al.*, 1993).

Systems where prey cycle naturally provide excellent natural laboratories to study predator switching, due to the marked and easily measured changes in prey density (Gilg, Hanski & Sittler, 2003). Many high arctic systems are characterized by cyclic microrodent populations (Ims & Fuglei, 2005). As a result, predator switching behaviour has been implicated in causing fluctuations in co-existing bird populations (Angelstam, Lindstrom & Widen, 1984 ; Bêty *et al.*, 2002 ; Blomqvist *et al.*, 2002 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998). The Alternative Prey Hypothesis (APH) suggests that the functional and numerical response of predators to fluctuating rodent populations results in cyclic variation in annual predation pressure on other available prey such as birds eggs (Angelstam, Lindstrom & Widen, 1984 ; Lack, 1954). In the presence of a strong functional response, when microrodents are abundant, predation pressure on alternative prey should be low, whereas when microrodent populations decline, predation pressure on alternative prey will increase. In effect, predation pressure on alternative prey should be inversely correlated with respect to microrodent abundance. This relationship can be accentuated in the presence of a strong numerical response of the predator to the preferred prey. For example, predation

pressure on alternative prey will likely be higher in a year of low microrodent abundance which immediately follows a year of high microrodent abundance, if predator populations increased due to good reproduction in the previous year.

Correlations between microrodent population fluctuations and bird breeding productivity have been documented for both arctic-nesting geese (Morrissette *et al.*, 2010 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998) and shorebirds (Blomqvist *et al.*, 2002 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998). These correlations were hypothesized to be caused by the functional and numerical response of the arctic fox to their preferred microrodent prey, yet most of the studies did not directly measure a) whether foxes were an important predator of bird eggs and chicks or b) variation in predation risk and/or nest success of arctic-nesting birds. Instead, correlations between indices of predation pressure (fox population densities and/or lemming abundance) and indices of breeding productivity of birds (proportion of juveniles caught during migration or on wintering grounds) were frequently used to implicate predator switching as the mechanism causing population cycles in birds (Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998). Moreover, the few studies which directly measured changes in predation risk and/or nest survival of birds on the breeding grounds dealt with large bodied prey species like geese (Bêty *et al.*, 2002). Finally, most studies that have provided evidence supporting the APH in arctic bird populations were conducted in the eastern hemisphere (Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998 ; Underhill *et al.*, 1993) and considerably less evidence for APH has emerged from western hemisphere populations (Bêty *et al.*, 2001 ; Reiter, 2006 ; Smith, 2009 ; Smith, Gilchrist & Smith, 2007).

The main objective of this study was to investigate the indirect relationship between shorebird reproduction and lemming abundance in the eastern Canadian High Arctic. On Bylot Island, Nunavut, previous studies have confirmed lemmings as the primary prey of arctic foxes (Giroux, 2007) while camera monitoring of shorebird nests has revealed that arctic foxes are the primary predator of shorebird nests (McKinnon & Bêty, 2009). As such, we predicted that predation risk on shorebird nests (as measured by artificial nests) would increase as lemming abundance decreases due to apparent competition between lemmings and shorebirds via their shared predator the arctic fox. Similarly, we predicted that survival of real shorebird nests would increase as lemming abundance increases.

2.3 METHODS

Study area and Species

The study was conducted during the summers 2005 to 2009 in 2 study sites located within the Bylot Island Migratory Bird Sanctuary in Sirmilik National Park, Nunavut territory, Canada. The first 8km² site (Site 1) was located within the Qarlikturvik Valley (72° 53 N, 78° 55 W) and the second 4km² site (Site 2) was located 30 km south within proximity of a large Greater Snow Goose (*Chen caerulescens*) colony. Site 1 was twice as large as Site 2 because there were 2 nest searchers for Site 1 and only 1 nest searcher for Site 2 each year. Both sites were characterized by lowlands composed of mesic tundra and polygonal wetlands and uplands dominated by mesic and xeric tundra (Tremblay *et al.*, 1997).

On Bylot Island, the most abundant nesting shorebirds during the study period were Baird's sandpiper (*Calidris bairdii*) and white-rumped sandpipers (*Calidris fuscicollis*). Both species nest on the ground in small scrapes devoid of nest cover at relatively low densities (<10 nests/km²). Based on camera monitoring, the arctic fox is by far the main predator of shorebird nests on Bylot Island (McKinnon & Bêty, 2009). Other potential nest and chick predators at our study sites may include, in suspected order of importance; long-tailed(*Stercorarius longicaudus*), glaucous gulls (*Larus hyperboreus*), sandhill cranes (*Grus Canadensis*; 2 cases recorded via camera in 2010; Bêty unpublished data), parasitic jaegers (*S. parasiticus*), common ravens (*Corvus corax*) and ermine (*Mustela erminea*),.

Two species of lemming are present year round within the study area, the brown lemming (*Lemmus sibiricus*) and the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). Populations of both species have exhibited cycles at 3 to 4 year intervals, though cycles are more pronounced for the brown lemming (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008). All the potential predators of shorebirds can consume lemmings and can thus be considered shared enemies.

Lemming abundance

An index of lemming abundance was estimated each year based on snap trapping (as described in Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008) conducted between 23 July and 3 August at Site 1 and 11 July and 14 July at Site 2. Museum special snap traps were placed along 2 transect lines in each of 2 plots at Site 1 (1 in wet meadow habitat, 1 in mesic habitat) and in 1 plot at Site 2 (mesic habitat). For the first two years at Site 1, each transect line had 25 stations, placed 15 metres apart, with each station consisting of 1 trap within a 2 metre radius, for a total of 25 traps. Traps were checked daily for 10 days for a total of approximately 1000 trap nights. From 2006 onwards, at both sites, the number of stations per transect was increased to 68 (2007-2008) and then to 80 (2009) and the number of traps per station increased to 3 and traps were checked daily for 3 to 4 days for a total of 1224 to 1920 trap nights at Site 1 and 612 to 960 trap nights at Site 2. An index of lemming abundance was calculated as the number of lemmings trapped per 100 trap nights ($N/100TN$) separately for each site.

Predator Abundance

An index of fox abundance was calculated separately for both study sites based on 1) confirmation of natal fox dens and 2) captures and observation of individually identified adult arctic foxes. Preliminary home range analyses on arctic fox at Bylot Island (DB, A.Tarroux unpublished data) indicated that summer movements of foxes are limited to approximately 7 kilometres from their dens. Based on these data, we constructed a quadrat extending up to 7 kilometres in the 4 cardinal directions on each side of each study site. However, due to areas of unsuitable (ocean, glaciers) and/or inaccessible habitat (cliffs), the zones were restricted to a smaller geographical area (182km^2 centred on Site 1 and 165km^2 centred on Site 2) within which fox dens have been surveyed intensively since 2003 (see details in Szor, Berteaux & Gauthier, 2007). Reproductive status of dens was confirmed by sightings of young as in Giroux (2007). The minimum number of adults in the defined study areas were calculated based on the assumption of 2 adults per natal fox den and the number of other individuals captured or observed that were not associated with a natal den. Data were then converted to individuals per 100km^2 .

We also tested the effect of avian predator abundance (jaegers and gulls; *Stercorarius* spp. and *Larus* spp.) on predation risk of artificial nests as avian predators are known to depredate artificial nests (but not real nests) at our study site (McKinnon & Bêty, 2009). An index of avian predator abundance was generated by multiplying by 2 (number of adults per nest) the number of jaeger and gull nests found within the 182km² predator study area centred on Site 1 and the 165km² predator study area centred on Site 2 described above. Data were converted to individuals per 100km². Because we were not able to provide an estimate of the number of non-reproductive individuals, our index is likely a gross underestimate of the genuine avian predator abundance. However, it provided the best available estimate of inter-annual variation in nesting predator abundance at both study sites.

Shorebird Reproduction

Predation risk

Artificial nest monitoring was conducted from 2005 to 2009 at Site 1 and 2007-2009 at Site 2. In the Arctic, artificial nests can provide a reliable measure of relative predation risk as they permit us to control for the heterogeneity associated with real nests (temporal, spatial, inter-specific and intra-specific behavioural differences; McKinnon *et al.*, 2010b). Though arctic fox are the dominant predator at artificial nests, avian predators have also been detected as predators of artificial nests (McKinnon & Bêty, 2009) likely due to the absence of anti-predator behaviour of incubating birds (McKinnon *et al.*, 2010a). Forty artificial nests were positioned randomly in suitable shorebird nesting habitat, covering an area of approximately 4 km² at each site. This density of artificial nests was within the range of observed nesting densities of shorebirds on Bylot Island. Each artificial nest consisted of 4 Japanese quail (*Coturnix japonica*) eggs placed in a small depression made in the ground. Quail eggs resemble those of shorebirds in colouration and size, and the depressions made are similar to the simple nest scrapes used by shorebirds. Nests were deployed within the same time period, and were relocated by small sticks or natural objects (rocks or feathers) placed between 5 and 7 m from the nest. Once deployed, artificial nests were checked at 12 hours, 24 hours, 72 hours, and then every 3 days up to 9 exposure days. For visit intervals greater

than 24 hours, failure times were assumed to occur at the midpoint between sampling intervals as the exact date of failure was not known. Artificial nest monitoring occurred twice during the breeding season, corresponding to the early and late incubation periods.

Nest success

We searched for shorebird nests during the early laying and incubation periods early June through early July each year. Nests were marked by small sticks or natural objects (rocks or feathers) placed between 5 and 7 m from the nest. Incubation stage was estimated for each nest using the flotation method (Liebezeit *et al.*, 2007). The duration of the incubation period is 21 days for Baird's and white-rumped sandpipers (McKinnon & Bêty, 2009 ; Moskoff & Montgomerie, 2002). Chicks of both species generally leave the nest within 24 hours of hatching (LM and JB unpublished data). Nests were visited every 2 – 5 days during incubation as in McKinnon and Bêty (2009). Within two days of the estimated hatch date, nests were visited daily to maximize the probability of recording nest outcome. If an empty nest was found near the date of hatching, determining if the nest was successful or had been predated just prior to hatching can be difficult as there are generally no obvious signs of hatch in a successful nest (i.e. no large egg remains or membranes as in ducks and geese). Nests were considered successful (at least one egg hatched) if one or more of the following criteria were met: 1) chicks were found in the nest, 2) remnants of egg shells were found in the nest material close to the estimated hatch date (Mabee, Wildman & Johnson, 2006), 3) eggs were hatching (starred and/or pipped) on the last date visited and the nest was empty on the next visit, and 4) the nest was empty on the last visit and the banded adult was later seen with chicks. Nests that were abandoned or depredated during laying were not included in the analyses as we were interested primarily in nest failure due to predation; these cases did not represent an important proportion of the sample sizes (n=6 of 126 nests across the 5 year study period).

Analyses

Predation risk

The effects of 1) site, 2) lemming abundance, 3) fox abundance and 4) avian predator abundance on artificial nest survival were tested using a Cox proportional hazards regression model (PROC PHREG in SAS; Cox, 1972) which tests for a relationship between Kaplan-Meier survival estimates and explanatory variables. One assumption of the Cox approach is that the survival and hazard functions being compared are proportional to each other. Violation of this assumption was tested graphically for each variable (Hess, 1995).

Nest success

Daily nest survival estimates for real nests were estimated using the nest survival option in program MARK (Dinsmore & Dinsmore, 2007). Exposure days began the day the nest was found, however only exposure days during the incubation period were included to decrease heterogeneity associated with nesting stage. Models of daily nest survival were generated separately for each species as sample sizes (Table 1) were not large enough to generate complex models with multiple interactions. Sample sizes of real nests at Site 2 never surpassed 1 per species each year so nest survival models were only generated for nests found at Site 1. A suite of three a priori models (including 1 constant) were generated for each species in order to evaluate the effects of 1) lemming abundance and 2) fox abundance. Estimates of nest survival were derived from the model which best fit the data based on the lowest AICc value (Akaike 1974). Models with less than 2 delta AICc from the top model were considered competitive.

All statistical tests are two-sided and statistical significance and confidence intervals (CI) are based on a Type 1 error of less than 0.05.

2.4 RESULTS

Lemming abundance

At Site 1, lemming abundance ranged from 0.9 to 0.16 individuals per 100 trap nights during the two low phases (2006 and 2009) to a maximum of 0.80 individuals per 100 trap nights during the peak phase (2007; Figure 2.1A). Lemming abundance was higher at Site 2, ranging from 0.21 during the low phase (2009) to a maximum of 0.89 during the peak phase (2007).

Predator abundance

The minimum number of adult fox was lowest at Site 1 ranging from 1 to 7 adults/100km² whereas at Site 2, the minimum number of adult fox ranged from 8 to 16 adults/100km² (Figure 2.1B). The minimum number of breeding adult avian predators was highest at Site 1 ranging from 16 to 84 adults/100km², and lower at Site 2 ranging from 17 to 30 adults/100km² (Figure 2.1B). There was no significant correlation between the three variables when used together in later analyses (fox/avian $r^2 = 0.09$, $p = 0.84$, fox/lemming $r^2 = 0.59$, $p = 0.12$, avian/lemming $r^2 = -0.003$, $p = 0.99$).

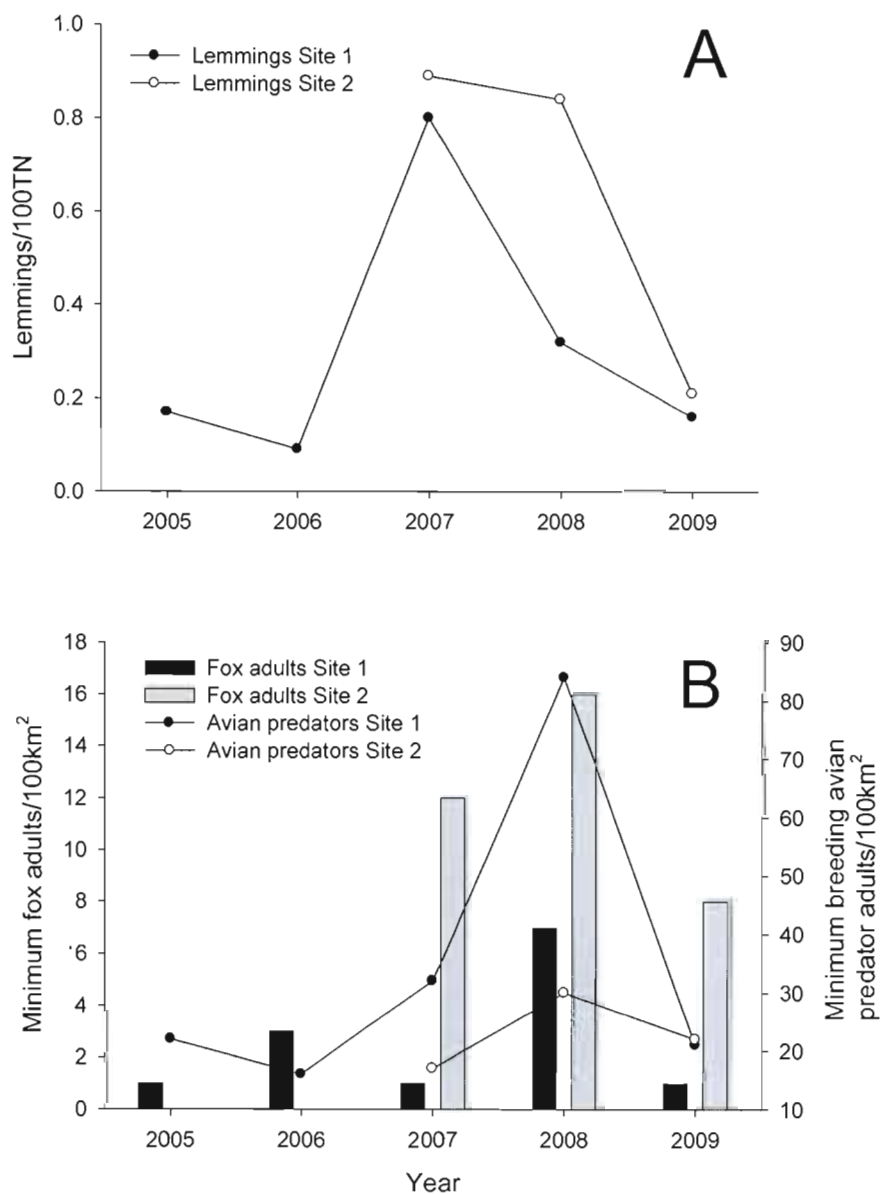


Figure 2.1 A) Index of lemming abundance based on snap trap data at Site 1 (closed circle) and Site 2 (open circle). B) Minimum number of adult arctic fox/100km² within Site 1 (black bar) and Site 2 (gray bar) and the minimum number of breeding adult avian predators/100km² at Site 1 (closed circle) and Site 2 (open circle).

Predation risk

Survival probabilities of artificial nests were not significantly different between Site 1 and Site 2 when only data for three common years (i.e., 2007-2009) were analyzed (coefficient= -0.152, $\chi^2_1 = -2.051$, $p=0.16$). However, when all years were included ($n = 5$ from Site 1 and $n = 3$ from Site 2) the risk of predation was 35% higher at Site 1 relative to Site 2 (coefficient= -0.349, $\chi^2_1 = 13.51$, $p=0.0002$), thus further analyses were stratified by site. When stratified by site, the abundance of lemming had a significant negative effect on predation risk (coefficient= -0.776, $\chi^2_1 = 18.70$, $p<0.0001$; Figure 2.2), with predation risk decreasing by 50% with each increase of 1 lemming/100TN. The two indices of predator abundance also had significant but opposing effects on predation risk. Predation risk increased by 7.8% with each increase of 1 adult fox/100km² (coefficient= 0.078, $\chi^2_1 = 11.43$, $p=0.0007$), however, predation risk decreased by 1.2% with each increase of 1 breeding avian predator/100km² (coefficient= -0.012, $\chi^2_1 = 16.62$, $p<0.0001$).

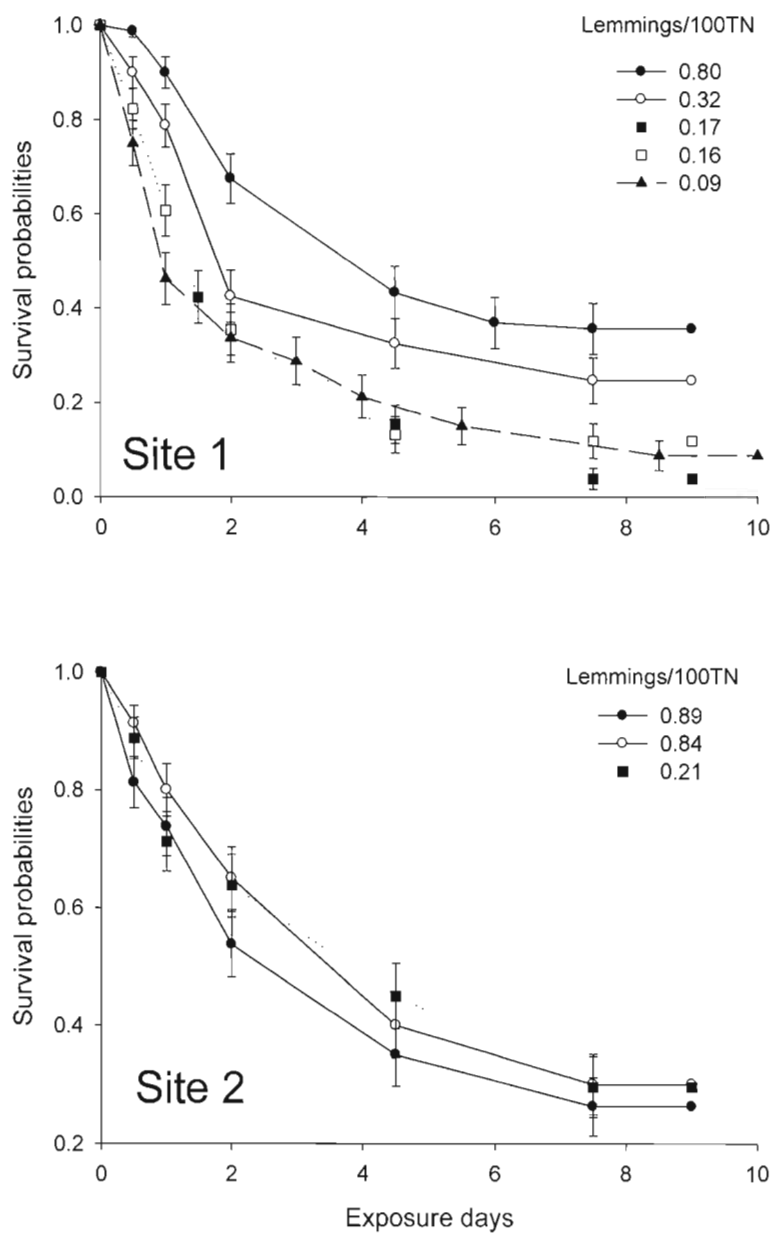


Figure 2.2 Kaplan-Meier survival curves (\pm SE) for Site 1 and Site 2. Curves are provided per year with the abundance of lemmings (N per 100 TN) for each curve in the legend.

Nest success

The number of real nests monitored each year varied considerably ranging from 0 to 30 nests per species at Site 1 (Table 2.1). Daily nest survival was best described by lemming abundance for both Baird's sandpiper and white-rumped sandpiper (Table 2.2). As lemming abundance increased, daily nest survival increased for both species (Figure 2.3).

Table 2.1 Sample size of nests used in real shorebird nest survival analyses at Site 1.

| Species | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | TOTAL |
|------------------------|------|------|------|------|------|-------|
| Baird's sandpiper | 16 | 30 | 10 | 8 | 10 | 74 |
| White-rumped sandpiper | 27 | 12 | 6 | 1 | 0 | 46 |
| TOTAL | 43 | 42 | 16 | 9 | 10 | 120 |

Table 2.2 Model selection results per species for the 3 a-priori models.

| Species | Model | AICc | Δ AICc | AICc Weights | Model Likelihood | Num. Par | Deviance |
|---------------------------|----------|--------|---------------|-----------------|---------------------|-------------|----------|
| Baird's sandpiper | Lemming | 200.90 | 0 | 1.00 | 1 | 2 | 196.88 |
| | Constant | 221.11 | 20.21 | 0.00 | 0 | 1 | 219.11 |
| | Fox | 221.47 | 20.56 | 0.00 | 0 | 2 | 217.45 |
| White-rumped sandpiper | Lemming | 99.91 | 0 | 1.00 | 1 | 2 | 95.86 |
| | Constant | 110.96 | 11.05 | 0.00 | 0.00 | 1 | 108.94 |
| | Fox | 111.35 | 11.44 | 0.00 | 0.00 | 2 | 107.30 |

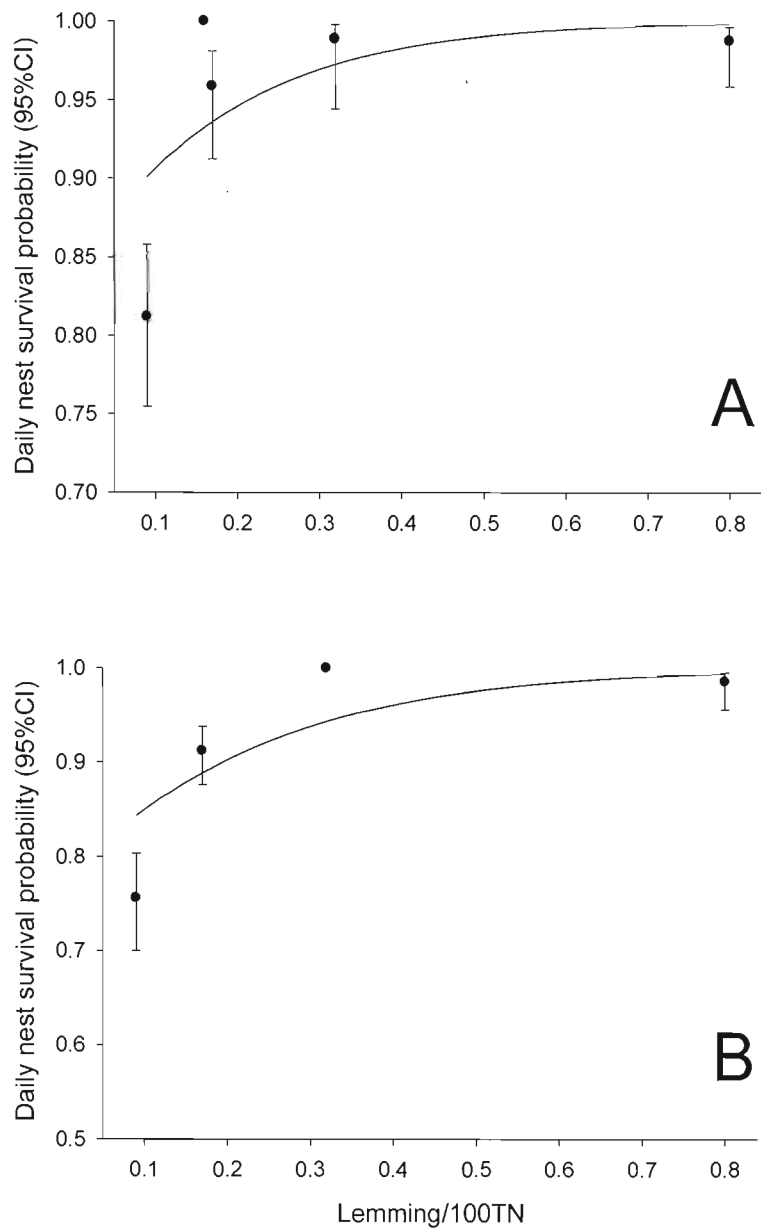


Figure 2.3 Model of daily nest survival (solid line) \pm 95% CI (dotted lines) derived from the top model for Baird's sandpiper (A) and white-rumped sandpiper (B). Annual estimates of daily nest survival (\pm 95% CI) on which the models, are based are also provided for each species.

2.5 DISCUSSION

The Alternative Prey Hypothesis suggests that the functional and numerical response of predators to fluctuating rodent populations may drive annual variation in predation pressure on other available prey such as birds eggs (Angelstam, Lindstrom & Widen, 1984 ; Lack, 1954). Over a period of 5 years on Bylot Island, we found that the abundance of lemmings had a significant effect on inter-annual variation in predation risk, as measured by artificial shorebird nests. Lemming abundance also explained inter-annual variation in daily nest survival of real shorebird nests. For real nests, there was no support for an effect of fox abundance on nest survival, however for artificial nests, the risk of predation increased by 7.8% with each additional adult fox/100km² and decreased by 1.2% with each additional breeding avian adult predator /100km². Combining the results from both real and artificial nests suggests that fluctuations in rodent populations do have an effect on predation pressure on shorebird eggs.

Though the indirect effect of cycling microrodent populations on ground-nesting waterbirds has been well documented in Sweden and Siberia (Blomqvist *et al.*, 2002 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998 ; Underhill *et al.*, 1993), results from other North American studies to date have been less consistent. In the Low-Arctic near Churchill, Manitoba, semipalmated sandpipers (*Calidris semipalmatus*) suffered higher predation in low lemming years (Meltotte *et al.*, 2007b), however, semipalmated plovers (*Charadrius semipalmatus*) exhibited relatively little to no inter-annual variation in nest survival (Meltotte *et al.*, 2007b), and nest survival of Canada Geese was not affected by lemming abundance as predicted by the alternative prey hypothesis (Reiter, 2006). Further north on Southampton and Coats Island, nest survival of several shorebirds species was lower during a lemming population crash compared to two years of higher lemming abundance (Smith, Gilchrist & Smith, 2007), however, when studied over a longer period, inter-annual variation in nest survival was best explained by predator abundance (Smith, 2009). On Bylot Island, nest survival of both shorebirds and geese (Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002) appear to be indirectly affected by lemming abundance. That results are inconsistent between North American studies could be due methodological differences between studies and/or ecological

differences between the study sites. In terms of methodology, at the Southampton and Coats sites, lemming abundance was based on daily field observations, which is likely a sufficient method to indicate peak lemming years, but may be less accurate in distinguishing moderate years from crashes due to low lemming densities during these periods. This method may also be sensitive to observer experience with small mammal sightings. On Bylot Island, lemming indices were based on standardized snap trapping data collected each summer. Though indices based on snap trapping have their caveats (i.e. small geographic area sampled over a short period of time) this method has provided a reliable quantitative index of increasing, peak, decreasing and crash years on Bylot Island in previous studies covering more than one lemming cycle (Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002). Also, our lemming index was consistent with another index of lemming abundance generated over a larger spatial scale (based on the number of active lemming burrows), but was not consistent with live trapping data that was generated at Site 1 only. Based on our data from real nests, it appears as though the relationship between lemmings and real nest survival is driven primarily by the crash year (2006) where nest daily nest survival rates can reach as low as 0.70. Accurate identification of these important crash years may be pertinent to the detection of this relationship. Alternatively, it is possible that there are ecological differences between study areas in terms of the amplitude of lemming population cycles and/or the numerical and functional responses of predators. On Bylot Island, lemming fluctuations can be pronounced and the numerical and behavioural responses of the primary shorebird egg predator, the arctic fox, to lemmings has been previously documented (Bêty *et al.*, 2002) however, the relationship between lemmings and fox abundance on Churchill, Southampton and Coats Island has yet to be studied in detail.

The alternative prey hypothesis partly relies upon switching behaviour of predators (Murdoch, 1969). Switching by definition means that when one prey becomes more abundant, a predator will disproportionately increase its rate of consumption of that prey, incurring a functional response. It is possible that shorebird eggs may be incidental prey (not the focus of a directed predator search (Vickery, Hunter & Wells, 1992), as opposed to alternative prey which predators 'switch' to prey upon. Compared with other available alternative prey on Bylot Island, such as goose eggs, shorebird eggs are less abundant, less detectable, less profitable, and likely compose a very minute proportion of the diet of arctic

fox in any year regardless of the abundance of lemmings, therefore, there is likely little incentive to adopt a search image for prey of such limited availability and profitability. As incidental prey, predation risk on shorebirds may increase in years of low lemming abundance due to changes in fox foraging behaviour other than switching. If predators increase foraging time or expand foraging area when their main prey declines (Norrdahl & Korpimäki, 2000) the likelihood of detecting other prey incidentally will increase. There is some evidence that this may be the case on Bylot Island where in years of low lemming abundance, home ranges of arctic fox increase (*A. Tarroux pers. comm.*). If shorebird eggs are incidental prey, then detection by predators may also decrease when shorebird nest density decreases, meaning that the indirect effect of lemmings may be density dependent and only exist, or be detectable, at high nest densities. During the last three years of the study the sample size of shorebirds nesting at Site 1 decreased by more than half compared to the first two years (>40 in 2005-2006, <16 in 2007-2009 ;see Table 1). For the three years where sample sizes were decreased, nest survival was consistently high, despite one of these years (2009) having low lemming abundance. If this decrease in sample size was in fact a decrease in actual nesting density of shorebirds, then it is possible that nest density may influence indirect effects of lemming abundance on shorebird nest survival. Thus the indirect effects of lemming abundance on shorebirds could differ between sites due to ecological differences such as 1) the prey role of shorebird eggs (alternative versus incidental) and/or 2) nest density if shorebird eggs are indeed incidental prey.

The use of artificial nests in our study provided a measure of inter-annual predation risk permitting us to control for many potentially confounding factors (McKinnon *et al.*, 2010a) such as inter-annual variation in nest density. Results from the artificial nest experiments clearly supported an indirect effect of lemmings on predation risk on shorebird nests, although they also indicated an effect of predator abundance, which interestingly enough, was not detected for real nests. For artificial nests, predation risk increased by up to 248% based on the maximum number of adult fox estimated during the study period (16 individuals/100km²). Alternatively, the abundance of avian predators in our study had the opposite effect on predation risk. Predation risk declining by 1.2% with each increase in breeding avian predator /100km², indicating that predation risk could decrease by up to 64% based on the maximum number of breeding avian predators/ recorded (84/100km²). Though

the direction of this effect was unexpected, some studies have shown that predation risk on shorebird nests actually decreases in the presence of nesting avian predators due to a protection from mammalian predators (Nguyen, Abraham & Nol, 2006 ; Smith *et al.*, 2007). In one study this effect was consistent between real and artificial nests (Nguyen, Abraham & Nol, 2006). That predator effects were not found for real nests could be attributed to behavioural adaptations of incubating birds, such as nesting associations with avian predators, or it could be due to the lower nest density as discussed above.

The effect of lemming abundance on predation risk of artificial nests was also considerable, with predation risk decreasing by up to 50% between the lowest recorded index of lemming abundance (0.09 lemmings/100TN) and the highest (0.89 lemmings/100TN). Indeed, results from the real nests at Site 1 reveal a similar magnitude of effect, with nest success (daily nest survival^{21 incubation days}) of Baird's and white-rumped sandpipers increasing approximately 75 % from the year of lowest lemming abundance (0.09 lemmings/100TN, 0-1% nest success) to the year of highest lemming abundance (0.89 lemmings/100TN, 74-77% nest success). This magnitude of change in breeding parameters between high and low lemming years is consistent with studies on geese/lemming interactions on Bylot Island (Bêty *et al.*, 2002), as well as studies of bird lemming interactions in the eastern hemisphere. On the Taimyr Peninsula, Siberia, Underhill *et al.* (1993), showed that daily nest survival of shorebirds (up to 10 species combined) decreased from 0.98 to 0.80, which corresponds to a 98% decrease in nest success (based on an average incubation period of 21 days), between a peak lemming year and a decreasing lemming year. Using a longer time series (over 20 years), Summers *et al.* (1998) revealed an indirect effect of lemmings on a larger scale by providing evidence that breeding productivity of dark bellied brent geese (*Branta bernicla bernicla*) and curlew sandpipers (*Calidris ferruginea*), as measured by the percent of first year individuals in wintering flocks, varied by up to 50% between years of very low lemming abundance and years of high lemming abundance over a larger area of the Taimyr Peninsula.

In conclusion, we present evidence, based on both real and artificial nests, that fluctuations in lemming populations do appear to have an indirect effect on predation pressure on shorebird nests in the Canadian High Arctic. On Bylot Island, lemming populations exhibit cycles at 3 to 4 year intervals, therefore our study is limited in that our 5

years of data only cover 1 full lemming cycle. Despite this limitation, we were still able to detect a clear indirect effect of lemmings on daily nest survival of real shorebirds nests and on predation risk for artificial nests monitored at two study sites. That these results were consistent with studies of bird-lemming interactions in the eastern hemisphere but not so clearly consistent with those in the western hemisphere, provides several intriguing questions for future research. Are these differences methodological or does the indirect relationship between lemming and birds vary by species, nest density, or amplitude of lemming cycles? Future studies should also investigate how these interactions may differ in the presence of other alternative prey species.

CHAPTER III
PREDATOR-MEDIATED INTERACTIONS BETWEEN PREFERRED, ALTERNATIVE
AND INCIDENTAL PREY: EXPERIMENTAL EVIDENCE FOR HIERARCHICAL
INTERACTIONS IN THE ARCTIC TUNDRA AND CONSERVATION IMPLICATIONS
THEREOF

Laura McKinnon, Dominique Berteaux, Gilles Gauthier and Joël Bêty

(À soumettre pour publication)

Une compétition apparente entre les espèces causée par le partage de prédateurs communs est fortement anticipée dans les environnements pauvres définis par une faible densité de proies préférées et où les prédateurs sont contraints de s'alimenter de façon opportuniste. Dans la toundra arctique, la réponse numérique et fonctionnelle des prédateurs aux proies préférées (lemmings) peuvent affecter des proies alternatives (les œufs d'oies). En outre, une réponse d'agrégation des prédateurs a également été documentée à proximité d'une colonie d'oies. À partir de ces évidences, nous avons proposé l'hypothèse que le risque de prédation pour les proies accidentelles (les œufs d'oiseaux de rivage) devrait augmenter dans les zones de haute densité de proies alternatives (les oies), spécifiquement dans les années de faible abondance de proies préférées (lemmings). Pour tester cette hypothèse de proie alternative hiérarchique, nous avons mesuré le risque de prédation sur les nids d'oiseaux de rivage en surveillant des nids artificiels dans des quadrats variant en densité de nids d'oies à l'île Bylot, Nunavut. Nous avons répété l'étude sur trois étés au cours desquels la population de lemmings a atteint un sommet (milieu riche), a légèrement diminué, et s'est effondrée (milieu pauvre). Le risque de prédation des nids d'oiseaux de rivage dans une colonie d'oies était positivement relié à la densité de nids d'oies. Toutefois cette relation était forte et significative seulement l'année de faible abondance de lemmings, soit une augmentation de près de 600% quand la densité de nids d'oies est passée de 0 à 12 nids par hectare. Ces interactions indirectes étaient apparemment dues à une réponse numérique d'agrégation d'un prédateur partagé. En effet, les cameras de surveillance ont confirmé que l'activité du renard arctique augmente avec la densité de nids d'oies. Ces données supportent l'hypothèse des proies alternatives hiérarchique qui suggère que, lorsque l'abondance de proies préférées (lemmings) diminue, la proie alternative dans le système (les œufs d'oie) devient la proie préférée de second ordre et la proie accidentelle (les œufs d'oiseaux de rivage) devient la proie alternative de second ordre. Les implications de ces interactions pour la conservation des oiseaux de rivage sont discutées à la lumière de l'expansion des populations d'oies dans l'Arctique.

3.1 ABSTRACT

Indirect predator-mediated interactions between prey are hypothesized to occur more frequently in environments with low densities of preferred prey, where predators are forced to forage opportunistically. In the arctic tundra, numerical and functional responses of predators to preferred prey (lemmings) affect the predation pressure on alternative prey (goose eggs) and aggregative numerical responses of predators occur in patches of high alternative prey density. Therefore, we hypothesized that predation risk on incidental prey (shorebird eggs) would increase in patches of high goose nest density when lemmings were scarce. We measured predation risk on artificial shorebird nests in quadrats varying in goose nest density on Bylot Island, Nunavut across 3 summers during which lemming abundance peaked and crashed. Predation risk on shorebird nests was positively related to goose nest density, but the relationship was strong only at low lemming abundance when predation risk increased by 600% as goose density increased from 0 to 12 nests/ha. Camera monitoring showed that arctic fox activity increased with goose nest density. Our data support the hierarchical alternative prey hypothesis; when preferred prey decrease in abundance, the main alternative prey in the system become the second order preferred prey and the incidental prey become the second order alternative prey. Conservation implications of such interactions are discussed in light of currently declining shorebird populations and expanding goose populations in the Arctic.

3.2 INTRODUCTION

Short-term predator mediated apparent competition, whereby one prey item influences the abundance of another prey item via the functional and numerical response of their shared predator (Holt, 1977), is hypothesized to occur more in poor environments defined by low densities of preferred prey where predators are forced to forage opportunistically (Holt & Kotler, 1987). In rich environments with several patches of high preferred prey density, predators may specialize on preferred prey in one patch, and upon depletion, move to the next high density patch of preferred prey, with little effect on alternative prey. In poor environments with patches of variable or low preferred prey density, predators must adopt more opportunistic foraging. Predators should be attracted to foraging areas of higher densities of preferred prey, and the time spent in these better quality foraging areas can be extended based on the density of available alternative prey (Holt & Kotler, 1987). Therefore, alternative prey are expected to suffer higher predation risk via short-term apparent competition in poor environments where availability of preferred prey is variable or low. In populations where preferred prey exhibit annual cycles in abundance, (e.g. arctic voles or lemmings), predators will exert greater predation pressure on alternate prey in years of low preferred prey abundance, resulting in cycles in alternative prey abundance (Bêty *et al.*, 2001 ; Blomqvist *et al.*, 2002 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998). This phenomenon is explained by the alternative prey hypothesis, whereby the functional and numerical response of predators to fluctuating prey populations results in variation in annual predation pressure on other available prey such as birds eggs (Angelstam, Lindstrom & Widen, 1984 ; Lack, 1954).

Most empirical studies testing predictions of the alternative prey hypothesis to date have studied simple 1 predator: 2 prey systems (1 preferred prey, 1 alternative prey; Hoi & Winkler, 1994 ; James *et al.*, 2004 ; Roseberry & Klimstra, 1970 ; Schmidt, 2004 ; Vickery, Hunter & Wells, 1992). However, even in a relatively simple ecosystem, such as the Arctic tundra, there are often several alternative prey items available to predators. When presented with several alternative prey of decreasing profitability, it is likely that a hierarchical chain of interactions between preferred prey and different classes of alternative prey may result.

Evidence of such interactions, however, is difficult to provide in a natural setting which explains why, to our knowledge, no empirical studies have investigated the alternative prey hypothesis in multiple (>2) prey systems. In this paper, we propose and test a slightly modified alternative prey hypothesis, called the hierarchical alternative prey hypothesis. As in the alternative prey hypothesis, we suggest that apparent competition via functional and numerical response occurs between the two most valuable prey items [preferred prey (A) and alternative prey (B)]. However, when the abundance of the preferred prey (A) is low (poor environment), the alternative prey (B) become the second order preferred prey and apparent competition via aggregative numerical response occurs between the two next most valuable prey [alternative prey (B) and the next most profitable alternative prey (C)]. We suggest that predation risk on prey C will be influenced spatially by alternative prey B, as alternative prey do not often increase reproduction of predators (numerical response) but can affect their geographical distribution (aggregative response) especially after a drop in preferred prey numbers (Holt & Kotler, 1987 ; Schmitt, 1987). This effect will be pronounced when prey C is an incidental prey [i.e. not the focus of a directed predator search (Cornell, 1975)], as the abundance and distribution of prey C should not have any effect on predator foraging behaviour. We explore this hierarchical alternative prey hypothesis by measuring spatial variation in predation risk on an incidental prey species (artificial shorebird nests) in relation to alternative prey abundance (goose nests) in years of varying preferred prey (lemming) abundance.

On Bylot Island, Nunavut, a numerical and functional response of predators to preferred prey (lemmings) affects the breeding output of alternative prey (geese; Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2004). In addition, an aggregative numerical response of arctic fox has been documented in proximity to the goose colony (Giroux, 2007). Shorebirds and geese share several natural enemies and the arctic fox is the primary nest predator for both species (Bêty *et al.*, 2002 ; Lecomte *et al.*, 2008 ; McKinnon & Bêty, 2009). Shorebird eggs can be considered incidental prey as there are likely not the ‘focus’ of a directed predator search (Cornell, 1975). As a prey item, shorebird eggs are also much less profitable than goose eggs, because they are up to 17 times smaller (i.e. lower caloric content per egg) and the nests are more difficult to find (less conspicuous and in lower densities). Given evidence of an aggregative numerical response by the predator, we hypothesized that

predation risk for incidental prey would increase as goose nest density increased due to predator-mediated apparent competition. Furthermore, we predicted that such effects would be stronger during low lemming years (poor environment) than during high lemming years (rich environment). To test for this relationship we measured predation risk by monitoring survival of artificial shorebird nests in quadrats varying in goose nest density. We replicated the study across 3 summers with contrasting lemming abundance. Results from our study support the hierarchical alternative prey hypothesis, as in years of low preferred prey (lemming) abundance, apparent competition via aggregative numerical response occurred between the second order preferred prey (goose eggs) and the second order alternative/incidental prey (shorebird eggs).

3.3 METHODS

Study Area

The study was conducted from 2007- 2009 on the south plain of the Bylot Island Migratory Bird Sanctuary in Sirmilik National Park (72° 53 N, 78° 55 W), Nunavut territory, Canada. The south plain is characterized by lowlands composed of mesic tundra and polygonal wetlands and uplands dominated by mesic and xeric tundra (Tremblay *et al.*, 1997). Each summer, approximately 50 000 greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) nest in one main colony covering approximately 65km². Two species of lemming are present year round, the brown lemming (*Lemmus trimucronatus*) and the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). Populations of both species exhibit cycles at 3 to 4 year intervals, though cycles are much more pronounced for the brown lemming which ranges in abundance from 4 individuals per 100 trap nights in peak phase summers to 0 during low phase summers (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008). Collared lemming populations range from 1 individual per 100 trap nights during the peak phase to 0 during the low phase (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008). Shared predators of lemmings and goose eggs include, in decreasing order of importance, arctic fox (*Vulpes lagopus*), parasitic jaegers (*Stercorarius parasiticus*), glaucous gulls (*Larus hyperboreus*) and common ravens (*Corax*

corax; see Bêty & Gauthier, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002). Shorebird eggs are also mainly taken by arctic fox (McKinnon & Bêty, 2009).

Predation risk

In order to measure the relative risk of predation in relation to goose nest density (see below), we monitored artificial nests in ten 0.25 km² quadrats (500m x 500m in size) of varying goose nest density within a 20km² (4km x 5km) area in the center of the goose colony. In the Arctic, artificial nests can provide a reliable measure of relative predation risk as they permit us to control for the heterogeneity associated with real nests (temporal, spatial, inter-specific and intra-specific behavioural differences; McKinnon *et al.*, 2010b). Artificial shorebird nests on Bylot Island are depredated primarily by the arctic fox but parasitic jaegers and glaucous gulls also depredate artificial nests in smaller proportions (McKinnon & Bêty, 2009). Each artificial nest consisted of 4 Japanese quail (*Coturnix japonica*) eggs placed in a small depression made in the ground. Quail eggs resemble those of shorebirds in colouration and size, and the depressions made are similar to the simple nest scrapes used by shorebirds. Four artificial nests were randomly deployed within each quadrat during the late shorebird and goose incubation period (July 2, 5, and 4 in 2007, 2008 and 2009 respectively); the distance between nests ranged from 110 to 564m. Nests were deployed within the same time period (evening), and were relocated by small sticks or natural objects (rocks or feathers) placed at 5 and 7 m from the nest. Once deployed, artificial nests were checked at 12 hours, 24 hours, 72 hours, and then every 3 days up to 12 exposure days. For visit intervals greater than 24 hours, failure times were assumed to occur at the midpoint between sampling intervals as the exact date of failure was not known.

The effect of goose nest density (see below) on artificial nest survival was tested in each of the three years varying in lemming abundance using Cox proportional hazards regression models (PROC PHREG in SAS) which test for a relationship between Kaplan-Meier survival estimates and explanatory variables (Cox, 1972). One assumption of the Cox approach is that the survival and hazard functions being compared are proportional to each other, which implies that the effect of the explanatory variables are constant over time. Violation of this assumption was tested graphically (Hess, 1995).

Goose nest density

In order to select locations for the 10 artificial nest quadrats and ensure sufficient variation in goose nest density, we conducted a helicopter survey of the main goose colony to qualitatively identify areas of low, medium and high goose nest density in 2007. These areas were then surveyed by foot (see below) and the 10 artificial nest quadrats were distributed among areas varying in goose nest density (3 low, 4 medium, 3 high). In order to increase spatial independence among quadrats, quadrats in low, medium and high goose nest density areas were segregated (i.e. not all low density quadrats were clumped together) and the distance between quadrat centres was on average 2.4 ± 0.2 km in 2007 (range: 0.76 to 5 km) and 1.9 ± 0.1 km in 2008 and 2009 (range: 0.74 to 4 km). In all years, quadrats were confined within the same 20 km^2 (4 km x 5 km) study area. The location of 5 of the 10 quadrats changed slightly in 2008 due to annual spatial variation in goose nest distribution. Quadrat location did not change between 2008 and 2009.

To provide a quantitative estimate of goose nest density within each artificial nest quadrat, a survey of goose nests was conducted via distance sampling (Thomas *et al.*, 2010) after the artificial nest monitoring was concluded. In 2007, 4 – 500 m transects, placed 100 m apart within each artificial nest quadrat, were surveyed for goose nests. In 2008 and 2009, only 2 – 500 m transects, placed approximately 250 m apart, were surveyed due to logistical constraints. We counted all goose nests seen from the transect line and recorded the perpendicular distance from each nest to the transect line. We conducted the transect surveys at the end of the goose incubation period, while nests were still intact and detectable but disturbance to nesting geese could be reduced. Goose nest density in each artificial nest quadrat was determined by compiling transect lines data from all three years and determining the distance at which probability of nest detection was 100% using the program Distance version 5.0 (Thomas *et al.*, 2010). Once determined, the total number of nests within this distance on either side of the transect line were summed and then converted to nests per hectare.

Predator activity

To account for the confounding effect of variation in spatial proximity to reproductive dens of arctic fox on predation risk, we included a variable indicating the number of reproductive dens in proximity to each quadrat in the Cox proportional hazards model described above. Preliminary home range analyses on arctic fox at Bylot Island (DB, A. Tarrowx unpublished data) indicated that summer movements of foxes are generally limited to 7 km from their dens. Based on these data, we constructed a quadrat extending out 7 km in the 4 cardinal directions from the centre of each artificial nest quadrat and counted the total number of reproductive dens in this area. Reproductive status of dens was confirmed by sightings of young at the dens as in Szor et al. (2007).

To provide evidence that any decrease in artificial nest survival in quadrats of high goose nest density was due to the attraction of predators to areas of high goose nest density, we also tested for an effect of goose nest density on predator activity. In 2008, we quantified predator activity for each artificial nest quadrat by placing 1 camera in the centre of each of the 10 artificial nest quadrats at the beginning of each experiment. Silent Image™ – Professional Model PM35T25 (telephoto 2.5X) cameras (Reconyx, La Crosse, Wisconsin, U.S.A.) were programmed to take 5 photos when triggered via motion for a period of 72 hours. In general these motion detectors will trigger when an animal passes <10 m from the camera. Upon analysis of photos, the presence of a predator was recorded when an arctic fox or avian predator was identified in the photo. Predator activity was estimated based on the total number of motion triggered events caused by a predator across the entire 72 hour period. The effect of goose nest density on predator activity rate was determined via linear regression analysis using the `lm` function in R version 2.11.0.

Lemming abundance

An index of lemming abundance was obtained each year based on snap trapping conducted between 10 and 14 July (see Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008 for details). Museum special snap traps were placed along 4 transect lines. Transect lines had a total of 68 stations in 2007 and 80 stations in 2008 and 2009. Each station consisted of 3 traps placed within a 2 m radius of the transect and each station was spaced 15m apart. Each transect was

checked daily for 3 to 4 days for a total of 612 trap nights in 2007 to 960 trap nights in 2008 and 2009. An index of lemming abundance was calculated as the number of lemmings trapped per 100 trap nights. Lemming transects were located within the 20km² area in the goose colony where we placed our artificial nest quadrats.

All statistical tests are two-sided and statistical significance and confidence intervals (CI) are based on a Type 1 error of less than 0.05. All means are presented with standard error unless otherwise noted.

3.4 RESULTS

Lemming Abundance

During the three years of the study, the index of lemming abundance was high in 2007 (0.89 individuals captured per 100 trap nights) and 2008 (0.84) but low in 2009 (0.21).

Predator Activity

In 2008, predator activity was monitored in 9 of the 10 artificial nest quadrats due to technical difficulties with one camera. Motion triggered fox activity was recorded in 6 of the 9 quadrats, and ranged from 0 to 3 sightings per 72 hour period. All motion triggered events were considered independent as the time between successive triggered events ranged from 40 minutes to 11 hours (mean = 5.4 ± 1.6 hours). The number of motion triggered fox sightings increased with goose nest density ($y = 0.19 + 0.1x$, $R^2 = 0.42$, $F = 5.8$, $df = 1,8$, $p = 0.04$; Figure 3.1). Motion triggered avian predator activity was recorded in only 2 of the 9 quadrats thus no regression analysis was performed on these data.

The number of active fox reproductive dens (hereafter dens) within the 7km limit from each quadrat was consistent across all quadrats in 2007 (5 dens) and almost all quadrats in 2009 (3 dens for 9 of the 10 quadrats, 0 dens for the other). In 2008, the number of dens located within 7km of each quadrat ranged from 2 to 10 (mean 8.7 ± 0.8). Due to the lack of variation in 2007 and 2009, this variable was only tested in the 2008 dataset.

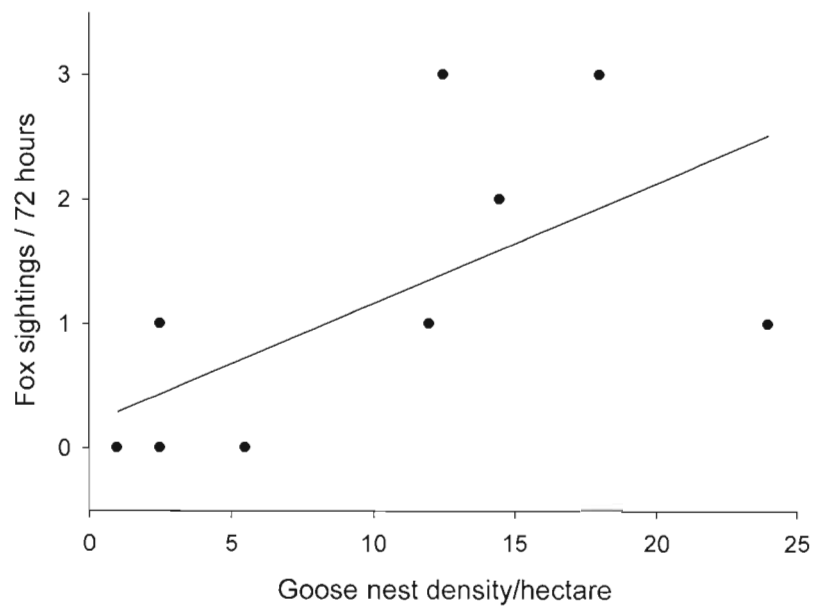


Figure 3.1 Fox sightings over a 72 hour period based on motion triggered camera monitoring within artificial nest quadrats of varying goose nest density in 2008.

Goose Nest Density

Combining all transects across the three years, the distance at which detection rate of goose nests was 100% was 10m. Within the 20m x 500m survey transects goose density varied from 0 to 7 nests per hectare in 2007, 1 to 24 nests per hectare in 2008 and 0 to 12 nests per hectare in 2009.

Predation Risk

During the high lemming year of 2007 (rich environment), goose nest density had no significant effect on predation risk (coefficient 0.082, SE 0.084, $\chi^2 = 0.96$, $p = 0.33$; Figure 3.2A). In 2008 when lemming abundance was still high but declining slightly, predation risk increased slightly by 5.8% with each increase of 1 goose nest per hectare (coefficient 0.058, SE 0.025, $\chi^2 = 5.24$, $p = 0.02$; Figure 3.2B) and there was no effect of proximity to fox dens on predation risk (coefficient -0.022, SE 0.079, $\chi^2 = 0.08$, $p = 0.78$). When lemming populations crashed in 2009 (poor environment), the effect of goose nest density on predation risk was much stronger with predation risk increasing by 16.3% with each increase in 1 goose nest per hectare (coefficient 0.163, SE 0.048, $\chi^2 = 11.63$, $p = 0.0006$; Figure 2.2C). Due to the fact that goose nest density doubled during 2008 (maximum of 24 goose nests per hectare compared to 7 and 12 in 2007 and 2009 respectively), analyses were re-conducted on a subsample of data spanning a similar range of goose nest density each year. When limited to a maximum of 12 nests per hectare (the maximum for 2009), the effect of goose nest density on predation risk during was no longer significant in 2008 (coefficient 0.014, SE 0.06, $\chi^2 = 0.056$, $p = 0.81$).

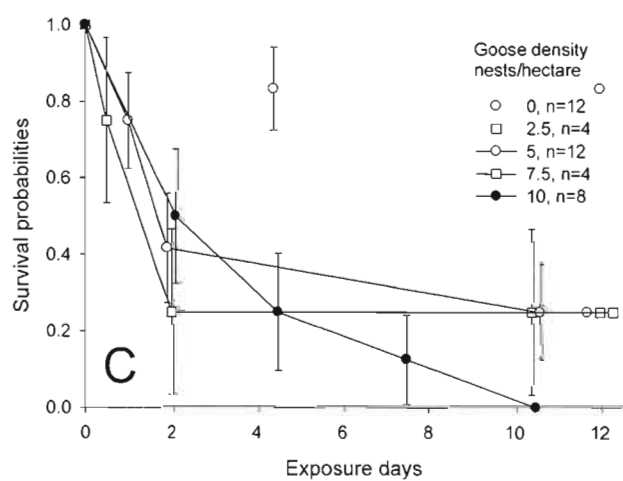
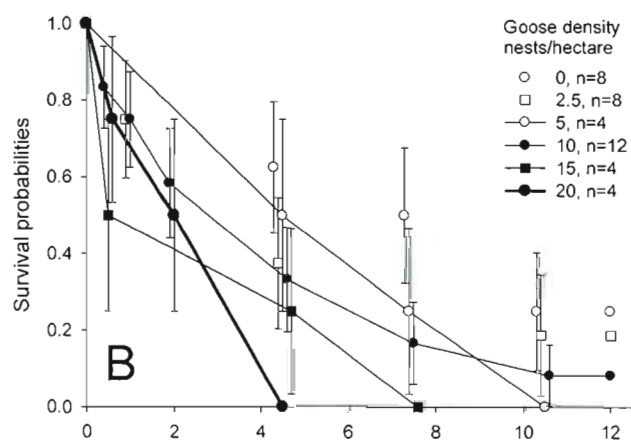
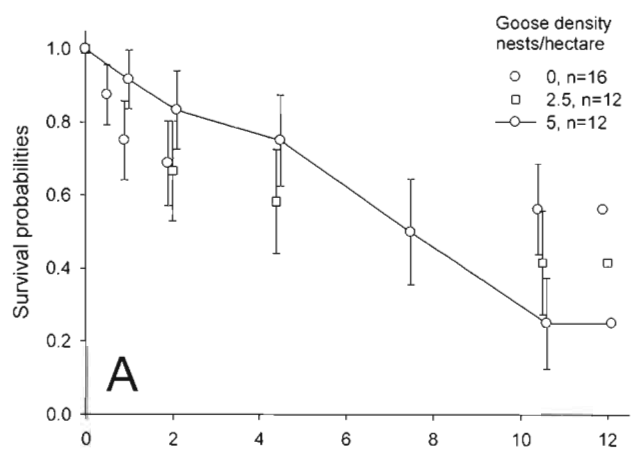


Figure 3.2 Kaplan-Meier survival probabilities over 12 exposure days for artificial shorebird nests placed in quadrats of varying goose nest density (nests per hectare) in 2007 (A; high lemming abundance), 2008 (B; high but declining lemming abundance) and in 2009 (C; low lemming abundance). Each data point on the curve represents the Kaplan-Meier survival estimate at time t (\pm SE), which provides the probability that a nest will survive past time t . Data are grouped by intervals of 2.5 goose nests per hectare (0 = 0 to 2.4, 2.5 = 2.5 to 4.9, 5 = 5 to 7.4 etc.) up to 10 nests per hectare after which data are grouped by interval of 5 goose nests per hectare (10 = 10 to 14.9, 15 = 15 to 19.9 etc). The sample size (n) presented in the legend indicates the number of nests used to generate the graphed survival curves (to ease visual interpretation), whereas in all statistical analyses, survival curves for all 10 quadrats each year are based on $n=4$ nests.

3.5 DISCUSSION

When presented with several prey items of decreasing profitability, it is not surprising that a hierarchical chain of indirect interactions between preferred prey and different classes of alternative prey may result (Holt, 1977). However, to our knowledge, no empirical studies have investigated predator mediated apparent competition in multiple (>2) prey systems in a natural setting. Here we took advantage of a naturally cycling population of lemmings to provide experimental evidence of a second order indirect interaction between goose nest density and predation risk on artificial shorebird nests in a system in which apparent competition between lemmings and geese has already been documented (Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2004). On Bylot Island, predation risk on artificial shorebird nests increased as goose nest density increased, however this relationship was much stronger at low lemming abundance (poor environment). This is consistent with our prediction that predation risk for artificial shorebird nests would increase as goose nest density increases especially in years of low lemming abundance due to short-term apparent competition via an aggregative numerical response of their main shared predator, the arctic fox. Camera monitoring of predator activity confirmed that arctic fox activity increased as goose nest density increased. Overall, our data support the hierarchical alternative prey hypothesis which suggests that when preferred prey (lemmings) decrease in abundance, the main alternative prey in the system (goose eggs) become the second order preferred prey and the incidental prey (shorebird eggs) become the second order alternative prey. Thus in years

of low preferred prey abundance, short-term apparent competition via aggregative numerical response can occur between the second order preferred prey and the second order alternative/incidental prey.

We attributed the significant elevated risk of predation on incidental prey, in the presence of increasing alternative prey density when preferred prey were less available, to an increase in predator activity. However, we were only able to comprehensively record fox activity during one year of the study when lemmings were still relatively high (2008) and hence more observations would be needed to support our interpretation. Results from the motion triggered camera data nonetheless clearly indicate that fox activity increased in quadrats of increasing goose nest density. The abrupt increase in predator activity above 10 goose nests per hectare is consistent with current models of patch use by foragers (Schmidt & Brown, 1996), whereby the foragers/predators over-exploit patches where the density of resources is greater than the mean density of resources across all patches. In 2008, the mean goose nest density across all patches was 9.4 nests per hectare. Zero fox activity was recorded using automatic cameras in 3 of the 4 patches falling below this mean. We may also interpret these results as evidence that the quadrat size (and inter-quadrat distances) used in this study sufficiently represented distinct foraging patches for our main predator, the arctic fox. It is important to note that the range of goose nest density in 2008 was much higher than the long term average for the colony (10 year average: 3.5 nests/ha, GG unpublished data), therefore it is possible that the significant relationship between goose nest density and predation risk found in this year was mostly influenced by the higher range of goose nest density that year as opposed to the declining abundance of lemmings. Indeed, when data were reanalyzed using a similar maximum goose nest density across years, nest predation risk on artificial nests increased with goose nest density only in the year of low lemming abundance (2009) as predicted

To our knowledge, most studies documenting increased predation (Roseberry & Klimstra, 1970 ; Vickery, Hunter & Wells, 1992) or an increased risk of predation (James *et al.*, 2004) due to an aggregative numerical response of predators to preferred prey, have been based on classic 1 predator : 2 prey (1 preferred, 1 alternative) systems (Hoi & Winkler, 1994 ; James *et al.*, 2004 ; Roseberry & Klimstra, 1970 ; Schmidt, 2004 ; Vickery, Hunter &

Wells, 1992). For example, in ungulates, apparent competition via aggregative numerical response has been suggested based on documented avoidance of habitat favourable to alternative prey; woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) avoid high quality moose (*Alces alces*) habitat in order to decrease predation risk from wolves, the principal predator of moose (James *et al.*, 2004). When the same effect has been documented in avian prey, studies were also conducted in a 1 predator: 2 prey system (Hoi & Winkler, 1994 ; Roseberry & Klimstra, 1970 ; Schmidt, 2004 ; Vickery, Hunter & Wells, 1992). For example, nest predation of ground nesting birds increased when racoon activity increased due to an aggregative numerical response of racoons to their preferred rodent prey (Roseberry & Klimstra, 1970). To our knowledge, our results provide the first experimental evidence of an interaction between preferred, alternate and incidental prey in a 1 predator: 3 prey system.

In our study system, the three prey species represented preferred, alternative and incidental prey. Though it is an assumption that shorebird eggs are incidental prey, the artificial nests used here can certainly be considered incidental prey as they were a foreign, randomly placed prey item in the environment and were only available to predators for a short period of time each year. In other systems, where any or all of the alternative prey species can be the object of a directed predator search, the hierarchical chain of interactions between preferred prey and multiple orders of alternative prey may be easy enough to predict, yet much more difficult to document. In this case, any of the alternative prey may influence the spatial patch use of predators when preferred prey are low or absent, and the strength by which each alternative prey influences the spatial patch use will likely be determined by the density of each prey species (Holt, 1977 ; Holt & Kotler, 1987). This differs in the case of incidental prey, as the spatial availability of incidental prey (controlled for in this study) should theoretically have no effect on patch use by predators.

Using artificial nests, which can provide a controlled measure of relative predation risk for arctic-nesting shorebirds (McKinnon *et al.*, 2010a ; McKinnon *et al.*, 2010b), we estimated that predation risk was over 600% higher in areas where goose nest densities surpassed 12 nests per hectare relative to areas without nests when lemmings were scarce. Given this magnitude of change, and provided that shorebirds are known to avoid areas of high predation risk (Cresswell, Lind & Quinn, 2010), one would predict the exclusion (local

extinction) of shorebird nests within high density goose nesting areas (Holt, 1984). Throughout the three years of our study, we found a much smaller number of shorebirds nesting within proximity (2km radius) to the goose colony versus a site approximately 30 km from the colony, however nest densities were too low for systematic comparisons between the two sites (Mckinnon et al in prep). Further investigations are needed to evaluate the potential effect of geese on shorebird distribution on Bylot Island. Decreasing shorebird nest densities in the presence of high goose nest densities has been reported at other arctic study sites. At the Egg River snow goose colony on Banks Island, Nunavut, one study concluded that shorebird numbers increased as distance from the snow goose colony increased (up to 10 km; Hines, Latour & Machtans, 2010). Also, at Cape Churchill, Manitoba, the site of a long term monitoring program on lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*) in the Low-Arctic, increases in the population size of snow geese have coincided with drastic declines in several species of shorebirds at the same site (Jehl, 2007).

Results from our study suggest that an increase in predation risk in the presence of increasing goose nest densities could be one of the mechanisms driving the potential exclusion of shorebirds in the presence of high goose nest densities. Though other mechanisms, such as changes in habitat due to increased goose grazing or increased trampling of nests by foraging geese may have been important, previous studies did not confirm any indirect effect mediated by predators (Jehl, 2007 ; Sammler, Andersen & Skagen, 2008). Demographic studies concluded that increased nest predation was not the leading factor in shorebird declines at Churchill because nest success remained high in later years of the decline (Jehl 2007). However, if nest success is density dependent for shorebirds, as it is in other incidental prey (Hoi & Winkler, 1994), then an increase in the risk of predation could have reduced nest density, thereby increasing nest success, even in the presence of a higher risk of predation. Population projection models for the Churchill populations also suggested decreased adult survivorship and lack of immigration as likely causes of shorebird declines, with juvenile survival having only a small impact (Hitchcock & Gratto-Trevor, 1997). However, an increase in the risk of predation could also influence the immigration and permanent emigration of adults if natural selection favours shorebirds nesting in areas of reduced nest predation risk.

Across the entire Arctic, populations of nesting geese have been increasing exponentially since the 1960's (Gauthier *et al.*, 2005) whereas throughout the same range populations of shorebirds have been decreasing (Morrison *et al.*, 2006 ; Morrison, Downes & Collins, 1994). On the local patch scale on Bylot Island, we provide evidence of that predation risk on shorebird nests increases in the presence of increasing goose nest densities, especially at low lemming abundance. These results are in accordance with Holt and Lawton's hypothesis that short-term predator mediated apparent competition occurs in poor environments defined by low densities of preferred prey (Holt & Lawton, 1994) and could indicate that in areas of low lemming abundance, increases in arctic-nesting goose populations may lead to decreases in enemy-free space (Jeffries & Lawton, 1984) for incidental prey such as shorebirds and songbirds. Of course, population level consequences of the short-term negative effects of apparent competition documented in our study, cannot be revealed without investigating the potential long-term positive effects of apparent competition such as increases in equilibrium population size of alternative prey (Abrams & Matsuda, 1996). We encourage other researchers to investigate these hierarchical interactions at a larger spatial scale (i.e. landscape level) in order to provide a more comprehensive understanding of the long-term effects of predator mediated indirect interactions between preferred, alternative and incidental prey.

PARTIE II VARIATION DU RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS D'OISEAUX DE
RIVAGE A GRANDE ECHELLE SPATIALE DANS L'ARCTIQUE

CHAPTER IV LOWER PREDATION RISK FOR MIGRATORY BIRDS AT HIGH LATITUDES

Laura McKinnon, Paul Allen Smith, Erica Nol, Jean-Louis Martin, Frank I. Doyle, Kenneth F. Abraham, H.Grant Gilchrist, R.I. Guy Morrison and Joël Bêty.

[*Science* 2010. 327 (5963): 326-327 and *Science* 2010. 328 (5974):46-47.]

La quantification des coûts et des avantages de la distance de migration est essentielle pour bien comprendre l'évolution de la migration sur longue distance. Chez les oiseaux migrants, la théorie des traits biodémographiques prédit que les coûts potentiels de la migration de plus longue distance doivent être contrebalancés par les avantages sur la reproduction, mais la quantification de ces avantages d'une manière contrôlée le long d'un gradient géographique étendu est un grand défi. Nous avons mesuré un effet contrôlé du risque de prédation le long d'un gradient nord-sud de 3350 km dans l'Arctique canadien en utilisant des nids artificiels. Nos résultats ont montré que le risque de prédation des nids diminue de plus de deux fois le long du gradient latitudinal. En effet, le risque de prédation a diminué de 3.6% à chaque augmentation de 1° de latitude. Ces résultats indiquent que les oiseaux qui migrent plus vers le nord peuvent bénéficier d'avantages en termes de reproduction sous forme d'une diminution du risque de prédation des nids. Suite à ces résultats, nous ajoutons une réponse à une critique de l'utilisation des nids artificiels dans l'étude des risques de prédation.

4.1 ABSTRACT

Quantifying the costs and benefits of migration distance is critical to understanding the evolution of long-distance migration. In migratory birds, life history theory predicts that the potential survival costs of migrating longer distances should be balanced by benefits to lifetime reproductive success, yet quantification of these reproductive benefits in a controlled manner along a large geographical gradient is challenging. We measured a controlled effect of predation risk along a 3350 km south-north gradient in the Arctic and found that nest predation risk declined more than two fold along the latitudinal gradient. These results provide evidence that birds migrating farther north may acquire reproductive benefits in the form of lower nest predation risk.

4.2 INTRODUCTION

Life history theory predicts that the costs of migration must be compensated for by benefits to lifetime reproductive success (Alerstam, Hedenstrom & Akesson, 2003 ; Stearns, 1976). Costs of migration include the metabolic and energetic requirements of flight (Wikelski *et al.*, 2003), high mortality risk (Baker *et al.*, 2004 ; Ydenberg *et al.*, 2004), and exposure to extreme weather events (Butler, 2000 ; Morrison, Davidson & Wilson, 2007). Such negative effects are expected to be important for migrant birds that breed in the Arctic, where severe weather events during migration or upon arrival at the breeding grounds can lead to poor body condition, breeding failure, complete reverse migration and even death (Ganter & Boyd, 2000). Bird migration patterns have been thought to be determined mainly by food availability (Levey & Stiles, 1992), habitat-related parasite pressures (Piersma, 1997), and predation risk during migration (Ydenberg *et al.*, 2004).

Arctic-nesting birds exhibit some of the most impressive migratory strategies, e.g. flying from wintering areas at the southern tip of Southern America, Southern Africa and Oceania to their breeding grounds in the Arctic (Boland, 1990 ; van de Kam *et al.*, 2004). The physiological costs of migrating to and breeding at these arctic sites have been well documented for species like shorebirds (Morrison, 2006 ; Morrison, Davidson & Wilson, 2007 ; Piersma *et al.*, 2003). Birds could reduce these costs by breeding at more southerly latitudes, thereby decreasing both migration costs and the metabolic costs of breeding in the extreme arctic environment. However, if competition for food resources, risk of parasite infection and predation at southern sites are high, then increasing migration distance could have reproductive and/or survival benefits. Potential fitness benefits of breeding at higher latitudes have been quantified in terms of reduced parasite loads (Laird, 1961) and higher food availability due to longer daylight hours (Schekkerman *et al.*, 2003). However, reduced predation at higher latitude sites has yet to be quantified. Predation risk has emerged as a dominant force in the evolution of avian life history, influencing the selection of nest sites, and underlying latitudinal clines in clutch size of passerines (Martin *et al.*, 2000). We thus predicted that the risk of nest predation could also play a key role in balancing the costs of long-distance migration. If so, we would expect a negative relationship between nest

predation risk and latitude in arctic ground nesting shorebirds. To test for this relationship, we systematically measured predation risk by monitoring the survival of 1555 artificial nests for a minimum of 2 summers at 7 shorebird breeding sites over a latitudinal gradient of 29° (~ 3350 km) from sub-arctic to high-arctic regions of Canada.

4.3 METHODS

Heterogeneity in nest density, camouflage, incubation length and constancy (exposure time), parental care (uniparental/biparental), and nest defence all contribute to variation in rates of predation on shorebird nests (Kis, Liker & Székely, 2000 ; Smith, Gilchrist & Smith, 2007). In order to measure the relative risk of predation across sites, we controlled for these factors by monitoring artificial nests. In the Arctic, artificial nests exhibit lower survival rates than real shorebird nests, however, they have been shown to be a reliable index for both temporal (inter-annual; McKinnon & Bêty, 2009) and spatial trends (Nguyen, Abraham & Nol, 2006) in predation risk of real shorebird nests. Artificial nest monitoring was conducted for 2 to 4 years at each of the 7 study sites providing a measure of average predation risk, taking into account the potentially high inter-annual variability in predation pressure. Monitoring was conducted following similar protocols. At most sites (see Table 4.1 for site-specific details), 40 artificial nests were positioned randomly in suitable shorebird nesting habitat, covering an area of approximately 4 km². This density of artificial nests was within the range of observed nesting densities of shorebirds across the study sites considered. Each artificial nest consisted of 4 Japanese quail (*Coturnix japonica*) eggs placed in a small depression made in the ground. Quail eggs resemble those of shorebirds in colouration and size, and the depressions made are similar to the simple nest scrapes used by shorebirds. Nests were deployed within the same time period, and were relocated by small sticks or natural objects (rocks or feathers) placed between 5 and 7 m from the nest. Once deployed, artificial nests were checked at 12 hours, 24 hours, 72 hours, and then every 3 days up to 9 exposure days. For visit intervals greater than 24 hours, failure times were assumed to occur at the midpoint between sampling intervals as the exact date of failure was not known. At

most sites, artificial nest monitoring occurred twice during the breeding season, corresponding to the early and late incubation periods for shorebirds at each site (Table 4.1).

Table 4.1 Detailed summary of artificial nest monitoring protocols for each study site.

| Study Site | Lat. Long. | Year Season | Study Design ^a | N | Eggs per Nest | Nest Density (/km ²) ^a | Visit (days) | Scheduled Monitoring (days) | of |
|-------------------------------|----------------|-------------|------------------------------|-----|---------------------|---|------------------------------|-----------------------------------|----|
| Akimiski Island | 53° N 81° W | 2006 late | B | 20 | 4 | 200 ^a | 4 | 4 ^b | |
| | | 2008 late | B | 40 | 4 | 100 ^a | 0.5 | 1 ^c | |
| Churchill | 59° N 94° W | 2004 early | A | 32 | 3 | 10 | 7 | 7 | |
| | | 2008 early | A | 39 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| Coats Island | 63° N 82° W | 2004 early | A | 66 | 4 | 16.5 | 3,7,9 | 9 | |
| | | 2004 late | A | 66 | 4 | 16.5 | 3,7,9 | 9 | |
| | | 2005 early | A | 90 | 4 | 22.5 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2005 late | A | 68 | 4 | 17 | 3,6,9 | 9 | |
| Southampton Island | 64° N 81° W | 2004 early | A | 37 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2004 late | A | 18 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2005 early | A | 59 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2005 late | A | 60 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2006 early | A | 80 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2006 late | A | 80 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2008 early | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| | | 2008 late | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| Prince Charles Island | 67° N 80° W | 1996 early | B | 100 | 2 | 50 ^a | 4,8 | 8 ^d | |
| | | 1997 early | B | 100 | 2 | 50 ^a | 4,8 | 8 ^d | |
| Bylot Island | 73° N 80° W | 2005 early | A | 38 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2005 late | A | 40 | 4 | 10 | 3,6,9 | 9 | |
| | | 2006 early | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,3,4,7,9 ^f | 9 | |
| | | 2006 late | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,2,3,4,7,9 ^f | 9 | |
| | | 2007 early | A | 39 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| | | 2007 late | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| | | 2008 early | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| | | 2008 late | A | 40 | 4 | 10 | 0.5,1,3,6,9 | 9 | |
| Alert, Ellesmere Island | 82° N 62° W | 2007 early | A | 61 | 4 | 10 | 1,4,7,9 | 9 ^c | |
| | | 2007 late | A | 63 | 4 | 10 | 1,4,7,9 | 9 | |
| | | 2008 early | A | 40 | 4 | 10 | 1,3,5,7,9 | 9 ^f | |
| | | 2008 late | A | 39 | 4 | 10 | 1,3,6,9 | 9 | |

^a Study design A refers to the protocol outlined in the methods summary (Nest Density is provided), whereas study design B indicates that artificial nests were deployed along a transect (Inter-nest Distance (m) is provided in Nest Density column) instead of in 4 – 1km² blocks.

^b All nests depredated by day 4

^c All nests depredated by day 1

^d Nests were monitored up to 12 days however nests surviving past 8 days were censored at day 8 for statistical analysis

^e Nests were monitored up to 10 days however nests surviving past 9 days were censored at day 9 for statistical analysis

^f Nests were monitored up to 11 days however nests surviving past 9 days were censored at day 9 for statistical analysis

Analyses

The effect of latitude on artificial nest survival was tested using a Cox proportional hazards regression model (PROC PHREG in SAS; Cox, 1972) which tests for a relationship between Kaplan-Meier survival estimates and explanatory variables. One assumption of the Cox approach is that the survival and hazard functions being compared are proportional to each other. Violation of this assumption was tested graphically (Hess, 1995). As survival and hazard functions for season (early or late) were not proportional, analyses were stratified by season. Stratifying by season permitted the testing of a latitudinal trend while controlling for the effect of season. Year was not entered as a covariate because we wanted to test for trends in a multi-year average predation risk across sites due to high inter-annual variability.

4.4 RESULTS

As predicted, nest predation risk was negatively correlated with latitude. For an increase in 1 degree latitude, the relative risk of predation declined by 3.6 % (coefficient -0.0360, SE 0.0045, $\chi^2_1=63.77$, $p<0.0001$; Figures 4.2, 4.3). This equates to a decrease in predation risk of 65% over the studied latitudinal transect of 29° (Figure 4.1). The most southern site (Akimiski Island 53° N) had the highest nest predation rate (lowest survival curve). When this site is excluded from the analyses, there is still a significant negative relationship between latitude and predation risk (latitude coefficient -0.0274, SE 0.0048, $\chi^2_1=32.60$, $p<0.0001$). Because sample sizes were not always equal between years and sites (Table 4.1), we also re-conducted the analyses using all sites on a stratified random sub-sample of artificial nests (n=18 for each site, year and incubation stage; 18 was the smallest sample size at any one site and year). Thus, years of high or low predation were equally

weighted within sites. Similar results were found using these random sub-samples (predation risk declined 2.8% per degree latitude; coefficient -0.0277, SE 0.0067, $\chi^2_1=17.29$, $p<0.0001$).

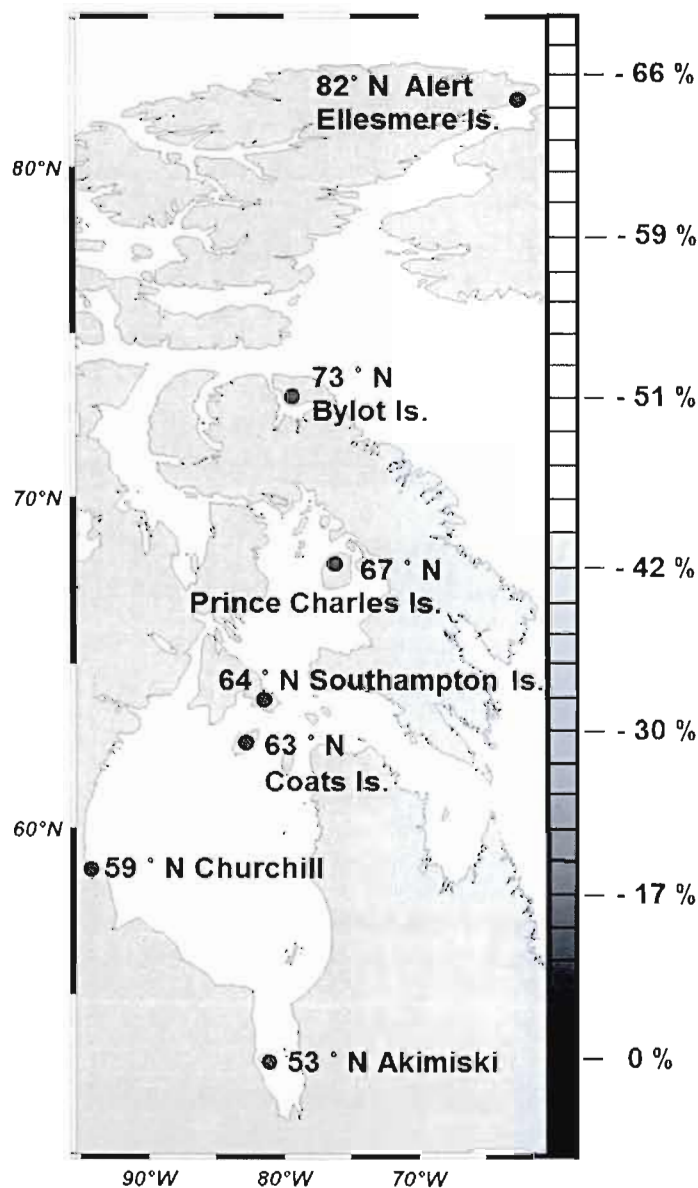


Figure 4.1 Average latitudinal decrease in predation risk and map of the shorebird breeding sites where artificial nests were monitored. The decrease in predation risk (3.6 % per degree relative to the southernmost site, Akimiski Island) is indicated at 5 degree intervals on the latitudinal scale to the right.

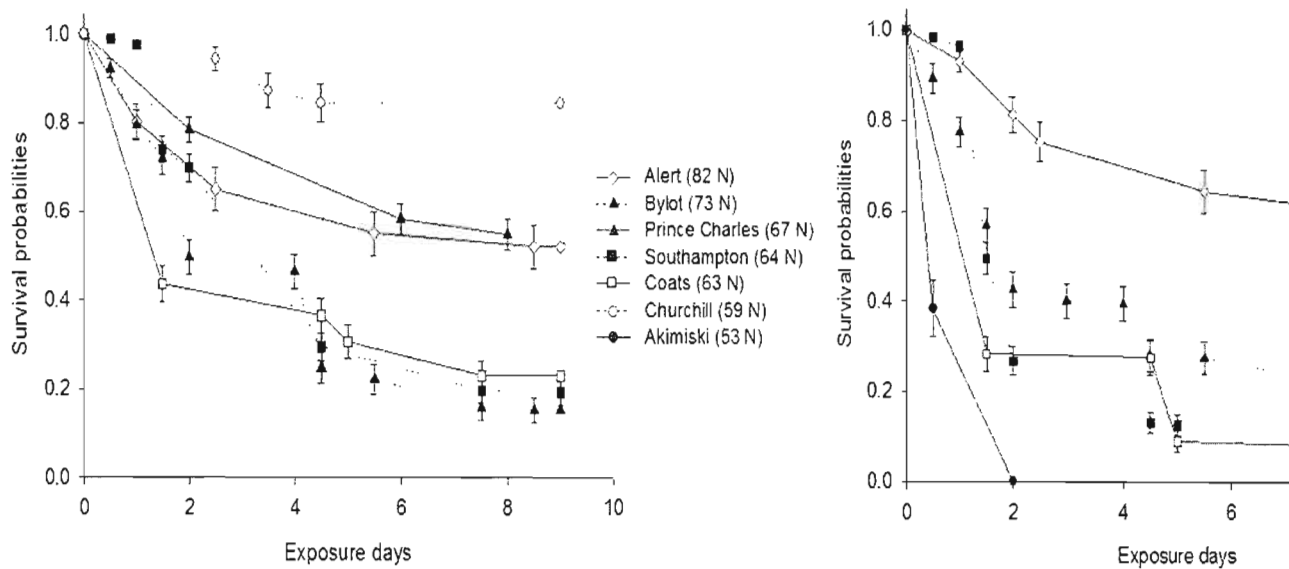


Figure 4.2 Kaplan-Meier survival probabilities over 9 exposure days for artificial nests by site for all years d1 (B) shorebird incubation periods. Each data point on the curve represents the Kaplan-Meier survival estim which provides the probability that a nest will survive past time t . Survival probabilities are based upon 2 to (see Table 4.1 for details).

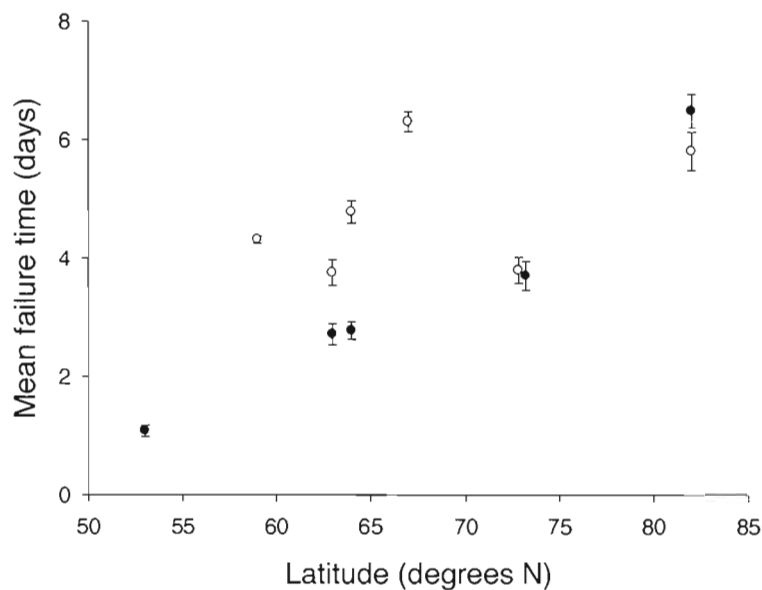


Figure 4.3 Mean failure time in days (\pm SEM) for depredated artificial nests by latitude for all years during early (open circle) and late (closed circle) shorebird incubation periods. Mean failure time is the mean number of days until depredation for failed nests. Low mean failure times indicate rapid nest loss (high predation risk). Each data point is based upon 2 to 4 years of data per site (see Table 4.1 for details). Overlapping data points for Bylot Island (73 degrees N) have been offset by ± 0.2 degrees.

4.5 DISCUSSION

Previous studies investigating latitudinal trends in predation risk on the nests of temperate breeding neo-tropical migrants failed to detect any clear south-north gradient (Martin, 1995). These differences in results could be attributed to differences in real patterns of predation risk between temperate versus arctic environments, or they could be due to differences in methodological approaches. In our study, artificial nests enabled us to measure a standardized predation risk, as opposed to nest success of real nests, which is affected by several factors other than predation pressure (e.g., parent birds can compensate for an

increased risk of predation by increasing the defence of their nest (Kis, Liker & Székely, 2000).

These results provide evidence that the costs of migrating farther north could be compensated for by decreases in predation risk at higher latitudes. However, can lower predation risk at higher latitudes really compensate for the increased migration distances and increased metabolic harshness experienced by high arctic nesting species? Though we may have good estimates for the energetic costs of flying (Kvist *et al.*, 2001) and how standard metabolic rates change with latitude (increases by 1% per degree latitude; Weathers, 1979), we still lack the basic understanding of how these variables affect adult survival. The apparent cost associated with migrating to arctic breeding areas is indicated by reduced survival of adults that fail to achieve adequate condition when departing the last spring staging area (Morrison, 2006 ; Morrison, Davidson & Wilson, 2007), however, it is not known whether the increased mortality is associated with migration, breeding, or both. To explore these tradeoffs, we require better estimates of demographic parameters for birds breeding at various latitudes so that we can model the contrasting effects of adult survival versus reproductive components. By combining studies on marked individuals with systematic sampling of ecological conditions experienced on the breeding grounds, we will better be able to link individual itineraries with life-history events, thus improving our theoretical understanding of the ecology and evolution of long-distance migration.

4.6 RESPONSE TO A CRITIQUE ON THE USE OF ARTIFICIAL NESTS

Faaborg (2010) presents a valid concern that artificial nests should not be used to infer real nest success. For our study, we chose artificial nests to provide a controlled measure of relative predation risk across latitudes, not to infer real nest success. In real nests, success is not determined by predation risk alone, but by a combination of factors including nest defence capabilities (Kis, Liker & Székely, 2000), the degree of parental care (Smith, Gilchrist & Smith, 2007), incubation duration (Schamel & Tracy, 1987) and break frequency (Martin, Scott & Menge, 2000), and nest density. Artificial nest experiments permit us to

control for these sources of heterogeneity to make meaningful ecological statements concerning predation risk in arctic-nesting birds (Bêty *et al.*, 2001 ; Bêty *et al.*, 2002). It is true that when artificial nests are not physically representative of real nests, differences in predation rates and dominant predators may arise (Batáry & Báldi, 2004 ; Burke *et al.*, 2004 ; Thompson & Burhans, 2004). This critique may be valid in temperate and tropical regions where bird nest structure is often complicated and difficult to mimic, and the diversity of potential predators is high. On the arctic tundra, where we conducted our study, this critique is not compelling. Arctic-nesting shorebirds excavate a small depression (scrape) in the tundra, upon which uncovered eggs are laid. To mimic a real nest, artificial shorebird nests require no structural material; simply eggs placed upon a depression with a small marker hidden underneath. In addition, the diversity of potential predators is low in the Arctic. Limited camera monitoring at both real and artificial shorebird nests in the Arctic has revealed the arctic fox (*Alopex lagopus*) as the dominant predator (Cartar & Montgomerie, 1985 ; Liebezeit & Zack, 2008), with avian predators such as jaegers (*Stercorarius spp.*) and gulls (*Larus spp.*) depredating both real (Liebezeit & Zack, 2008) and artificial nests (McKinnon & Bêty, 2009) in smaller proportions. That detection of avian predators can be higher at artificial nests (McKinnon & Bêty, 2009) could demonstrate that shorebirds' defence of their nests from avian predators is more effective (Larsen, Sordahl & Byrkjedal, 1996). Estimates of real nest success may permit us to evaluate the effectiveness of anti-predator strategies, but the underlying risk of predation may remain masked if these strategies are indeed efficient. Measurements of anti-predator behaviour along with the full suite of factors influencing the survival of real nests would be a better complement to our study than would measures of real nest success alone.

CHAPTER V DISCUSSION

Basé sur l'hypothèse des proies alternatives et sur les connaissances des interactions prédateurs-proies déjà publiées, la première partie de ma thèse a porté sur l'effet de l'abondance de proies alternatives sur le risque de prédation et la survie des nids de limicoles à l'échelle locale. Cette partie de la thèse comportait plusieurs objectifs. Le premier objectif (chapitre I) était d'identifier les principaux prédateurs des nids artificiels et des nids naturels d'oiseaux de rivage à l'île Bylot à l'aide de caméras de surveillance. Lors de l'identification des prédateurs au moyen de caméras situées à côté des nids, j'ai également considéré les effets potentiels de la surveillance par caméra sur le risque de prédation. Afin de réduire les biais méthodologiques potentiels, j'ai testé l'hypothèse que la présence de caméras près des nids d'oiseaux de rivage n'a aucune influence sur le risque de prédation. Le deuxième objectif (chapitre II) de la thèse consistait à examiner l'effet de l'abondance de lemmings sur le risque de prédation et la survie des nids naturels d'oiseaux de rivage par l'entremise d'un prédateur partagé (le renard arctique). Le troisième objectif (chapitre III) a permis d'examiner l'effet de la densité de nids d'oies des neiges sur le risque des nids d'oiseaux de rivage, due à un prédateur partagé (le renard arctique). Pour le troisième objectif j'ai proposé et testé une modification de l'hypothèse des proies alternatives; l'hypothèse des proies alternatives hiérarchiques. J'ai testé l'hypothèse que le risque de prédation est influencé par l'abondance de proies alternatives (œufs de la grande oie des neiges) quand la proie préférée (lemming) est peu abondante. Le but de la deuxième partie de la thèse (chapitre IV) était de quantifier la variation spatiale du risque de prédation à grande échelle pour investiguer les compromis entre la distance de migration et le risque de prédation pour les migrateurs de longue distance nichant dans l'Arctique canadien. Nous avons testé la prédiction que le risque de prédation des nids diminue avec la latitude pour les oiseaux nichant dans l'Arctique canadien. Dans mon dernier chapitre de thèse, je propose de synthétiser les résultats de chaque chapitre de la thèse, de discuter des contributions importantes, et finalement suggérer des sujets d'études futures.

PARTIE 1 EFFETS DE L'ABONDANCE DE PROIES ALTERNATIVES SUR LA PRÉDATION DES NIDS D'OISEAUX DE RIVAGE À L'ÉCHELLE LOCALE

5.1 IDENTIFICATION DES PRÉDATEURS

Une des premières étapes dans une étude empirique sur les proies-prédateurs doit être d'identifier les prédateurs. Comme discuté dans l'introduction, cette étape est essentielle si on veut détecter les mécanismes qui gèrent le taux de prédation sur les nids d'oiseaux (Benson, Brown & Bednarz, 2009). Dans le premier chapitre de la thèse, j'ai documenté le renard arctique comme principal prédateur des œufs d'oiseaux de rivage et des œufs de nids artificiels en utilisant des caméras placées aux nids. Ce résultat m'a permis de vérifier que les oiseaux de rivage (œufs), les oies (œufs) et les lemmings partagent un prédateur principal; le renard arctique. Avec cette confirmation d'un prédateur partagé, j'étais capable d'étudier avec confiance les liens indirects entre les oiseaux de rivage et les lemmings via leur prédateur commun dans le deuxième chapitre. L'absence d'une confirmation des prédateurs des oiseaux de rivage était une des faiblesses majeures des études précédentes (Underhill, 1993 ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998). Le lien était toujours présumé, mais jamais confirmé comme ici.

Dans un contexte plus global, cette étude d'identification des prédateurs est une contribution importante aux données limitées qui existent sur les prédateurs des nids d'oiseaux dans l'Arctique. En termes de données publiées, il existe seulement 2 autres études dans l'Arctique en Amérique du Nord qui ont documenté les prédateurs des nids d'oiseaux de rivage. Les résultats de ces deux études étaient semblables aux nôtres; le renard arctique était le prédateur principal des nids d'oiseaux de rivage (Cartar & Montgomerie, 1985 ; Liebezeit & Zack, 2008). Les autres études ont montré aussi que des nids sont prédatés, en plus petite proportion, par des prédateurs aviaires (Liebezeit & Zack, 2008). Dans les 5 années de données traitées dans cette thèse, les nids naturels étaient prédatés exclusivement par le renard, mais les prédateurs aviaires étaient documentés aux nids artificiels bien qu'en beaucoup plus petite proportion que le renard (McKinnon & Bêty, 2009). En lien avec ces autres études, notre utilisation de caméras pour identifier les prédateurs aux nids artificiels

nous a permis de confirmer l'utilité des nids artificiels pour mesurer le risque de prédation pour les oiseaux de rivage. Depuis le commencement de l'utilisation des nids artificiels en ornithologie, ils ont été critiqués comme attirant des prédateurs différents que les nids naturels (Burke *et al.*, 2004 ; Thompson & Burhans, 2004). Cette même critique a été soulevée contre notre utilisation des nids artificiels pour documenter un gradient latitudinal du risque de prédation (chapitre IV; Faaborg, 2010). Grâce aux données des caméras situées aux nids artificiels (McKinnon & Bêty, 2009), en combinaison avec toutes les études sur l'identification des prédateurs aux nids naturels (Cartar & Montgomerie, 1985 ; Liebezeit & Zack, 2008 ; McKinnon & Bêty, 2009), nous avons été en mesure de fournir l'évidence que, dans la toundra arctique, les nids artificiels et les nids naturels d'oiseaux de rivage partagent le même prédateur principal; le renard arctique.

En plus d'avoir généré les données essentielles pour tester l'hypothèses des proies alternatives dans notre système d'étude, nous avons contribué à la connaissance des relations proies-prédateurs qui affectent les oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique. De plus, nous avons, je l'espère, démontré le potentiel de la méthode de suivi de nids avec caméras. En montrant qu'il n'y a pas d'effet apparent des caméras sur la survie journalière des nids (ni naturel, ni artificiel), nous encourageons les autres chercheurs à utiliser cette approche pour 1) identifier les prédateurs aux nids (naturel et artificiel), 2) diminuer les visites aux nids suivis et 3) quantifier l'activité des prédateurs de manière systématique comme dans le chapitre IV. Dans le premier chapitre, nous avons seulement publié les résultats sur quatre ans à un site de l'Arctique canadien, mais les caméras nous donnent le potentiel de suivre la variation interannuelle et spatiale des prédateurs dans l'Arctique sur une plus grande échelle. Par exemple, pendant nos quatre années d'étude, le renard arctique était le seul prédateur aux nids naturels, mais deux ans après, en continuant le suivi avec les caméras, nous avons découvert un autre prédateur des nids; la grue canadienne (*Grus canadensis*; JB données non-publiées). C'est seulement avec les caméras, que nous serons capables de détecter des changements de prédateurs qui sont prédits avec les changements climatiques. Bien entendu, il est possible de mener des études importantes et valables sur la prédation des nids d'oiseaux de rivage sans utiliser de caméra mais, les caméras peuvent être extrêmement efficaces pour

nous donner un coup d'œil extraordinaire dans l'écologie des prédateurs et proies, et ce d'autant plus pendant l'été arctique où l'on bénéficie de 24 heures de soleil par jour!

5.2 L'HYPOTHÈSE DES PROIES ALTERNATIVES

L'hypothèse des proies alternatives suggère que la réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs à la fluctuation des populations de rongeurs peut influencer la variation annuelle du risque de prédation sur les proies alternative telles que les œufs d'oiseaux (Angelstam, Lindstrom & Widen, 1984 ; Lack, 1954). Dans le premier chapitre, j'ai montré que le renard arctique était le seul prédateur des nids de limicoles pendant la période d'étude. Ce résultat nous a permis de tester une prédiction de l'hypothèse des proies alternatives; le succès de nidification des limicoles est influencé par les cycles de lemmings via des interactions trophiques indirectes (pression de prédation par le renard arctique plus élevée dû à une diminution de l'abondance de lemmings, leur principale proie). En utilisant les nids artificiels pour mesurer la variation interannuelle dans le risque de prédation et un suivi de nids naturels de deux espèces de limicoles aux deux sites sur l'île Bylot pendant 5 années consécutives, le deuxième chapitre de ma thèse montre que la prédation des œufs de limicoles par le renard arctique est influencée par l'abondance de leur proie préférée, le lemming. Un suivi de nids artificiels aux deux sites sur l'île Bylot a révélé un effet négatif de l'abondance de lemmings sur le risque de prédation; le risque de prédation sur les nids artificiels a diminué quand l'abondance de lemmings a augmenté. De même, les modèles de survie journalière des nids ont indiqué que la variation interannuelle était mieux expliquée par l'abondance de lemmings que par l'abondance de prédateurs. Quand l'abondance de lemmings était basse, le succès de nidification était presque nul pour les deux espèces étudiées.

Quand on étudie les interactions trophiques avec des populations cycliques comme le lemming (cycles de 3 à 4 ans), les conclusions tirées d'une étude de 5 ans sont limitées parce que la vraie taille d'échantillon est seulement d'un cycle. Pour mieux répondre à ces

questions, il est clairement préférable d'utiliser des données à long terme qui couvrent plusieurs cycles. En l'absence de données à long terme sur le succès de nidification des limicoles, nous avons testé nos prédictions avec deux méthodes (nids naturels, nids artificiels) et avec des répliques pour chaque méthode (deux espèces pour les nids naturels et deux sites pour les nids artificiels). Même si l'étude est limitée en taille d'échantillon (5 années), la similarité des résultats entre les méthodes et avec les autres études semblables, nous donne plus de confiance qu'il y a un effet.

Bien entendu, cette relation indirecte entre l'abondance de lemmings et la pression de prédation sur les nids de limicoles mérite une enquête plus approfondie. Nos données nous indiquent que le succès de nidification était le plus bas pendant le premier crash de lemmings en 2006, mais c'était plus haut dans le deuxième crash en 2009. Dans le chapitre deux, je suggère que le succès de nidification plus haut en 2009 peut être expliqué par une baisse de la densité des limicoles. Sans un indice de densité corrigé pour la probabilité de détection, il est impossible de confirmer cette hypothèse. Mais, les données de nids artificiels, qui n'étaient pas affectées par ce changement de densité présumé, ont montré un plus fort risque de prédation pour les deux années de crash de lemming. C'est donc probable que la densité de nids naturels puisse influencer la compétition apparente due à un prédateur partagé entre les lemmings et les limicoles.

Si la densité est une variable importante, d'autres variables qui influencent la densité de nids de limicoles peuvent aussi influencer la relation indirecte entre lemmings et limicoles. Pour réduire la complexité des modèles (à cause d'une taille d'échantillon limitée), nous n'avons pas inclus les variables météorologiques dans notre étude. La couverture de neige au printemps a un effet sur la densité de nids de limicoles à plusieurs sites dans l'Arctique (Meltøfte, Høye & Schmidt, 2008 ; Smith *et al.*, 2010b), c'est donc possible qu'en influençant la densité de nids de limicoles, la couverture de neige puisse influencer la relation indirecte entre les lemmings et les limicoles. Cette discussion soulève d'autres questions. Est-ce possible que la densité de nids de limicoles puisse déterminer si ces derniers vont jouer un rôle de proie alternative ou de proies accidentelle dans le régime alimentaire du renard arctique, et est-ce que c'est ce rôle de proie (alternative ou accidentelle) qui va déterminer la

présence d'une relation indirecte? Nous avons essayé d'estimer la densité de nids d'oiseaux de rivage à notre site en utilisant les méthodes de PRISM (Bart & Earnst, 2002), mais le nombre de nids était trop bas pour l'utilisation de cette méthode. Une autre façon d'estimer la densité d'oiseaux de rivage dans les années de faible densité peut être les inventaires de couples d'oiseaux en début de saison (Melfoite, 2001). Je suggère que de futures études prennent en compte la densité des nids puisqu'elle pourrait avoir un effet déterminant sur les relations prédateurs-proies.

5.3 L'HYPOTHÈSE DES PROIES ALTERNATIVES HIÉRARCHIQUES

Une compétition apparente entre les espèces due à un prédateur partagé est supposé de se produire dans des environnements pauvres définis par une faible densité de proies préférées et où les prédateurs sont contraints de fourrager de façon opportuniste (Holt & Kotler, 1987). Dans le troisième chapitre de la thèse, j'ai démontré qu'au cours des années de déclin et de faible abondance de lemmings (environnement pauvre) le risque de prédation sur les nids artificiels a augmenté dans les zones de densité élevée de nids d'oies à l'intérieur d'une colonie de grandes oies des neiges. Les caméras de surveillance ont confirmé que l'activité du renard arctique a augmenté avec la densité de nids d'oies. Ces données supportent l'hypothèse des proies alternatives hiérarchiques qui suggère que lorsque les proies préférées (lemmings) diminuent en abondance, la proie alternative dans le système (les œufs d'oies) devient la proie préférée de second ordre et la proie accidentelle (les œufs d'oiseaux de rivage) devient la proie alternative de second ordre. Lorsqu'un prédateur rencontre plusieurs proies qui diffèrent en profitabilité, il n'est pas étonnant qu'une chaîne hiérarchique d'interactions indirectes entre les proies préférées, alternatives et accidentelles puisse en résulter. Cependant, à notre connaissance, cette étude est peut-être la première étude empirique à étudier l'hypothèse des proies alternatives hiérarchiques dans un système avec plusieurs espèces de proies (> 2) et ce, dans un cadre naturel.

Une des faiblesses de cette étude (comme celle du chapitre II) est qu'elle se déroule sur une échelle temporelle limitée couvrant seulement trois étés. Selon les données de trappage

mortel, les trois étés ont couvert un pic, un déclin et un creux d'abondance de lemmings, mais notre pic (0.90 lemming/100TN) était assez loin en amplitude des pics des années précédentes à l'île Bylot (Gruyer, Gauthier & Berteaux, 2008). Il serait donc intéressant de répliquer cette étude pendant une autre série d'années avec des pics, des déclins et des creux qui diffèrent en amplitude. Pour être bien supportée, notre étude sur l'hypothèse des proies alternatives hiérarchiques a besoin d'être répliquée à l'île Bylot et aussi à d'autres sites dans l'Arctique où les lemmings sont les proies préférées des prédateurs, et où il y a plusieurs choix de proies alternatives ou accidentelles. C'est seulement avec une combinaison de plusieurs études que nous allons vraiment être capables de mieux comprendre les relations entre proies préférées, alternatives et accidentelles.

À l'opposé du chapitre II, nous n'avons pas fait de suivi de nids naturels d'oiseaux de rivage dans la colonie d'oies. Comme nous l'avons noté au chapitre III, lorsque nous avons essayé d'étudier les interactions indirectes entre les lemmings et les oiseaux de rivage à la colonie d'oies, le nombre de nids trouvés dans le site d'étude de 4 km² était trop faible. À chaque année, le nombre de nids par espèces n'a jamais dépassé 1. Cette observation appuie en partie notre hypothèse hiérarchique, à savoir que le risque de prédation peut être assez élevé dans et autour de la colonie d'oies pour exclure certaines espèces d'oiseaux de rivage. Aussi, lorsque des nids d'oiseaux de rivage ont été trouvés près de la colonie d'oies (mais en dehors du site d'étude défini), ils appartenaient plus souvent à des pluviers (pluvier doré et pluvier argenté) aux lieux des bécasseaux (Baird's et à croupion blanc). Ces espèces de pluviers semblent avoir des comportements plus agressifs contre les prédateurs que les bécasseaux (LM observations personnelles). Il est donc possible qu'ils soient mieux adaptés à la nidification dans les zones de plus fort risque de prédation. Pour vraiment investiguer l'hypothèse d'exclusion des oiseaux de rivage dans les zones de forte densité d'oies, il serait intéressant de faire un inventaire d'oiseaux de rivage le long d'un transect entre le Site 2 (colonie d'oies) et le Site 1 (pas d'oies), et d'accompagner cet inventaire d'un suivi de nids artificiels sur le même transect. Si le risque de prédation diminue quand la distance de la colonie augmente, on peut s'attendre aussi à un changement dans 1) la communauté aviaire, avec les espèces plus agressives situées plus proches de la colonie, et/ou dans 2) le comportement des individus d'une espèce, avec les individus au comportement anti-prédateur

plus efficace nichant plus proche de la colonie. Malgré toutes ces incertitudes dans notre étude, j'espère que notre proposition d'une hypothèse des proies alternatives hiérarchiques va inciter les futurs chercheurs à investiguer si la compétition apparente due à un prédateur partagé peut entraîner l'exclusion des oiseaux de rivage des zones de faible abondance de lemmings et de densité élevée de nids d'oies.

PARTIE II VARIATION DE RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS D'OISEAUX DE RIVAGE A GRANDE ECHELLE SPATIALE DANS L'ARCTIQUE

5.4 LES TENDANCES LATITUDINALES DANS LE RISQUE DE PRÉDATION

Même si nous sommes maintenant en mesure de documenter les migrations magnifiques des oiseaux nichant dans l'Arctique (Egevang *et al.*, 2010 ; Gill *et al.*, 2005), les motifs qui poussent les oiseaux à entreprendre ces longues migrations énergétiquement coûteuses demeurent un grand mystère. Dans le chapitre 5, nous avons fourni des données quantitatives qui supportent l'hypothèse que les oiseaux qui volent plus loin dans l'Arctique pour se reproduire peuvent acquérir des avantages sous la forme d'un risque de prédation diminué. Notre article présente de nouvelles évidences qui soulignent l'importance du risque de prédation dans l'évolution de la migration sur longue distance. Nous présentons un ensemble de données intrigantes qui révèlent des avantages de la migration à longue distance chez les oiseaux nichant dans l'Arctique.

Même si nous étions capables de montrer avec confiance une tendance latitudinale dans le risque de prédation, il reste à répondre à la question, pourquoi? Naturellement, notre premier instinct est de penser que la communauté de prédateurs change au travers d'un gradient latitudinal. Cela a été démontré dans les environnements tropiques et tempérés que la diversité des mammifères diminue avec la latitude (Qian, Badgley & Fox, 2009). Mais sur notre transect à travers l'Arctique canadien, la communauté est relativement stable avec le renard arctique comme principal prédateur à tous les sites (sauf Akimiski) et les mêmes types de prédateurs aviaires à tous les sites (8 ou 9 espèces au total, incluant des labbes, goélands,

et corbeaux). Alors, en termes de communauté de prédateurs et de proies alternatives, les sites sont comparables. Selon les chapitres II et III, il est possible que la présence de populations cycliques comme les lemmings ou celle de grandes colonies d'autres proies alternatives comme les oies puisse influencer le risque de prédation. Larson (1960) et Gilg et Yoccoz (2010) ont même suggéré que la seule présence de lemmings influence la distribution des oiseaux dans l'Arctique. Mais, dans notre étude, tous les sites (sauf Coats Island) sont caractérisés par des cycles de population de lemmings et tous les sites (sauf Alert) sont situés proche de sites de nidification d'oies ou de colonies d'autres oiseaux. Alors, il semble que ce n'est pas seulement la présence d'un type de prédateur ou de proie alternative qui génère cette tendance latitudinale. Il est plus probable que la tendance latitudinale dans le risque de prédation soit due à des changements dans 1) le taux d'activité des prédateurs 2) la densité des prédateurs 3) la magnitude des cycles de lemmings et la réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs à ces cycles, 4) la densité de proies alternatives comme les oies et 5) la densité de nids d'oiseaux de rivage (discuté dans le sommaire du chapitre 3). Si nous pouvions mesurer toutes ces variables systématiquement au travers d'un même gradient latitudinal, nous aurions une meilleure idée des mécanismes responsables de la diminution du risque de prédation avec la latitude. Il s'agit bien sûr d'un grand défi, mais avec la collaboration entre les chercheurs dans l'Arctique, tout est possible.

5.5 CONCLUSION

Sur les aires de nidification dans l'Arctique, la reproduction des oiseaux de rivage est limitée principalement par la prédation, la disponibilité des ressources et par les phénomènes météorologiques extrêmes. Bien que la prédation des adultes par des oiseaux prédateurs puisse se produire toute l'année (Lank *et al.*, 2003), la prédation des nids semble être un facteur encore plus limitant pour la croissance de la population d'oiseaux de rivage. Dans les années où l'abondance des prédateurs est élevée dans l'Arctique, le succès de nidification peut être réduit à 0%, limitant ainsi le recrutement des jeunes et entraînant des cycles annuels dans la taille de la population (Blomqvist *et al.*, 2002 ; Møltøfte *et al.*, 2007b ; Summers, Underhill & Syroechkovski, 1998). Le but de cette thèse était d'éclaircir le rôle des interactions proies-

prédateurs dans l'écologie de la reproduction des oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique à plusieurs échelles spatiales.

La recherche présentée dans cette thèse a documenté quelques mécanismes par lesquels l'écologie de la reproduction des oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique peut être affectée par des interactions trophiques à petite échelle sur l'île Bylot. À plus grande échelle, nous avons démontré que la diminution de la prédation à de hautes latitudes est probablement un des facteurs qui a influencé l'évolution de la migration de longue distance pour les oiseaux nichant dans l'Arctique. Dans le contexte des changements climatiques, ces résultats mettent en évidence la vulnérabilité potentielle des communautés d'oiseaux arctiques aux changements dans les communautés de prédateurs induits par le réchauffement. Des changements dans les communautés de prédateurs de l'Arctique, qu'il s'agisse de changements dans leur composition ou leur densité, pourraient être catastrophiques dans l'écosystème arctique où plusieurs espèces d'oiseaux ont probablement co-évolué des stratégies de migration et de reproduction en présence d'un risque de prédation au nid relativement faible. Face au changement du climat, les relations prédateur-proie impliquant les oiseaux de rivage risquent aussi d'être altérées par des changements dans les communautés de proies alternatives. Si les populations d'ois nichant dans l'Arctique continuent d'augmenter (Gauthier *et al.*, 2005), et que les cycles de lemmings diminuent (Hörmfeldt, Hipkiss & Eklund, 2005), le risque de prédation sur les oiseaux de rivage pourrait changer considérablement.

Dans l'ensemble, je pense que cette thèse souligne l'importance de la prédation dans la l'écologie des oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique canadien. Nous avons fourni des évidences supplémentaires que la prédation sur les oiseaux de rivage peut être affectée par des cycles de populations de micromammifères et nous avons fourni une nouvelle évidence que cette relation peut être affectée par la densité d'autres espèces de proies alternatives, telles que les colonies d'oiseaux nicheurs. L'abondance des espèces alternatives semble jouer un rôle important dans le risque de prédation des oiseaux de rivage en affectant à la fois les tendances temporelles de la survie au nid et les tendances spatiales dans le risque de prédation à l'échelle locale. Je pense que la prochaine question sera de voir si les tendances

spatiales du risque de prédation à grande échelle dans l'Arctique sont influencées au moins en partie par ces tendances à l'échelle locale.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrams, P. A., & H. Matsuda. 1996. «Positive indirect effects between prey species that share predators». *Ecology*, vol. 77, no 2, p. 610-616. En ligne. <<Go to ISI>://A1996TY19800022 >.
- ACIA (Arctic Climate Impact Assessment). 2004. Impacts of a Warming Arctic - Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge:Cambridge University Press, 144p.
- Akaike, H. 1974. «A new look at the statistical model identification». *IEEE Transactions on automatic control*, vol. 19, no 6, p. 716-723.
- Alerstam, T., A. Hedenstrom & S. Akesson. 2003. «Long-distance migration: evolution and determinants». *Oikos*, vol. 103, no 2, p. 247-260. En ligne. <<Go to ISI>://000186985700002 >.
- Angelstam, P., E. Lindstrom & P. Widen. 1984. «Role of Predation in Short-Term Population Fluctuations of Some Birds and Mammals in Fennoscandia». *Oecologia*, vol. 62, no 2, p. 199-208. En ligne. <<Go to ISI>://A1984SV09400009 >.
- Angerbjorn, A, M Tannerfeldt & S Erlinge. 1999. «Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings». *Journal of Animal Ecology*, vol. 68, no 1, p. 34-49.
- Baker, A. J., P. M. Gonzalez, T. Piersma, L. J. Niles, I. D. S. do Nascimento, P. W. Atkinson, N. A. Clark, C. D. T. Minton, M. K. Peck & G. Aarts. 2004. «Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay». *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, vol. 271, no 1541, p. 875-882. En ligne. <<Go to ISI>://000220900800015 >.
- Bart, J, S Brown, B Harrington & RIG Morrison. 2007. «Survey trends of North American shorebirds: population declines or shifting distributions?». *Journal of Avian Biology*, vol. 38, no 1, p. 73-82.
- Bart, J., & S. Earnst. 2002. «Double sampling to estimate density and population trends in birds». *Auk*, vol. 119, no 1, p. 36-45.
- Bart, J., & P. A. Smith. 2010. «Chapter 14 PRISM summary». *Studies in Avian Biology*, In press.

- Batáry, P., & A. Báldi. 2004. «Evidence of an edge effect on avian nest success». *Conservation Biology*, vol. 18, no 2, p. 389-400.
- Benson, TJ, JD Brown & JC Bednarz. 2009. «Identifying predators clarifies predictors of nest success in a temperate passerine». *Journal of Animal Ecology*, vol. 79, no 1, p. 225-234.
- Bergelson, J. M. 1985. «A Mechanistic Interpretation of Prey Selection by Anax-Junius Larvae (Odonata, Aeschnidae)». *Ecology*, vol. 66, no 6, p. 1699-1705. En ligne. <<Go to ISI>://A1985AUU5300002 >.
- Bêty, J., & G. Gauthier. 2001. «Effects of nest visits on predator activity and predation rate in a Greater Snow Goose colony». *Journal of Field Ornithology*, vol. 72, no 4, p. 573-586. En ligne. <<Go to ISI>://000172449700009 >.
- Bêty, J., G. Gauthier, J. F. Giroux & E. Korpimäki. 2001. «Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators». *Oikos*, vol. 93, no 3, p. 388-400. En ligne. <<Go to ISI>://000169887100004 >.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki & J. F. Giroux. 2002. «Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese». *Journal of Animal Ecology*, vol. 71, no 1, p. 88-98. En ligne. <<Go to ISI>://000174217100010 >.
- Blomqvist, S., N. Holmgren, S. Akesson, A. Hedenstrom & J. Pettersson. 2002. «Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden». *Oecologia*, vol. 133, no 2, p. 146-158. En ligne. <<Go to ISI>://000178825900007 >.
- Boland, J. M. 1990. «Leapfrog Migration in North-American Shorebirds - Intraspecific and Interspecific Examples». *Condor*, vol. 92, no 2, p. 284-290. En ligne. <<Go to ISI>://A1990DF75200002 >.
- Brown, K. P., H. Moller, J. Innes & P. Jansen. 1998. «Identifying predators at nests of small birds in a New Zealand forest». *Ibis*, vol. 140, no 2, p. 274-279. En ligne. <<Go to ISI>://000072941800010 >.

- Burke, D. M., K. Eliliott, L. Moore, W. Dunford, E. Nol, J. Phillips, S. Holmes & K. Freemark. 2004. «Patterns of nest predation on artificial and natural nests in forests». *Conservation Biology*, vol. 18, no 2, p. 381-388. En ligne. <<Go to ISI>://000220567300016 >.
- Butler, Robert W. 2000. «Stormy Seas for Some North American Songbirds: Are Declines Related to Severe Storms during Migration?». *The Auk*, vol. 117, no 2, p. 518-522. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/4089737> >.
- Careau, V, N Lecomte, J Bêty, JF Giroux, G Gauthier & D Berteaux. 2008. «Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox». *Ecoscience*, vol. 15, no 2, p. 268-276.
- Cartar, Ralph V., & Robert D. Montgomerie. 1985. «The Influence of Weather on Incubation Scheduling of the White-Rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*): A Uniparental Incubator in a Cold Environment». *Behaviour*, vol. 95, no 3/4, p. 261-289. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/4534487> >.
- Charnov, E.L. 1976. «Optimal foraging, the marginal value theorem.». *Theoretical Population Biology*, vol. 9, p. 129-136.
- Chase, J. M., P. A. Abrams, J. P. Grover, S. Diehl, P. Chesson, R. D. Holt, S. A. Richards, R. M. Nisbet & T. J. Case. 2002. «The interaction between predation and competition: a review and synthesis». *Ecology Letters*, vol. 5, no 2, p. 302-315. En ligne. <<Go to ISI>://000175119000019 >.
- Chesson, P., & J. J. Kuang. 2008. «The interaction between predation and competition». *Nature*, vol. 456, no 7219, p. 235-238. En ligne. <<Go to ISI>://000261039300039 >.
- Coates, P. S., J. W. Connelly & D. J. Delehanty. 2008. «Predators of Greater Sage-Grouse nests identified by video monitoring». *Journal of Field Ornithology*, vol. 79, no 4, p. 421-428. En ligne. <<Go to ISI>://000261529500009 >.
- Cornell, H. 1975. «Search strategies and the adaptive significance of switching in some general predators.». *The American Naturalist*, p. 317-320.

- Cox, D. R. 1972. «Regression Models and Life-Tables». *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, vol. 34, no 2, p. 187-220. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/2985181> >.
- Cresswell, W., J. Lind & J.L. Quinn. 2010. «Predator-hunting success and prey vulnerability: quantifying the spatial scale over which lethal and non-lethal effects of predation occur.». *Journal of Animal Ecology*, vol. 79, p. 556-562.
- Cutler, T. L., & D.E. Swann. 1999. «Using Remote Photography in Wildlife Ecology: A Review». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 27, no 3, p. 571-581. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/3784076> >.
- Dickey, M. H., G. Gauthier & M. C. Cadieux. 2008. «Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species». *Global Change Biology*, vol. 14, no 9, p. 1973-1985. En ligne. <<Go to ISI>://000258257700002>.
- Dinsmore, S. J., & J.J. Dinsmore. 2007. «Modeling avian nest survival in program mark». *Studies in Avian Biology*, vol. 34, p. 73-83.
- Dinsmore, S. J., G. C. White & F. L. Knopf. 2002. «Advanced techniques for modeling avian nest survival». *Ecology*, vol. 83, no 12, p. 3476-3488. En ligne. <<Go to ISI>://000180318200023 >.
- Drury, W.H. 1961. «The breeding biology of shorebirds on Bylot Island, Northwest Territories, Canada.». *Auk*, vol. 78, no 2, p. 176-219.
- Egevang, C, IJ Stenhouse, RA Phillips, A Petersen, JW Fox & JRD Silk. 2010. «Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no 5, p. 2078-2081.
- Elmhagen, B, M Tannerfeldt, P Verucci & A Angerbjörn. 2000. «The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist». *Journal of Zoology*, vol. 251, no 2, p. 139-149.
- Elton, C, & M Nicholson. 1942. «The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada». *The Journal of Animal Ecology*, vol. 11, no 2, p. 215-244.

- Faaborg, J. 2010. «Suitability of artificial nests». *Science*, vol. 328, no 5974, p. 46-47.
- Fondell, T. F., J. B. Grand, D. A. Miller & R. M. Anthony. 2008. «Predators of Dusky Canada Goose goslings and the effect of transmitters on gosling survival». *Journal of Field Ornithology*, vol. 79, no 4, p. 399-407. En ligne. <<Go to ISI>://000261529500007 >.
- Fox, G. 2001. «Failure time analysis: Studying times to events and rates at which events occur.». In *Design and analysis of ecological experiments*, 2, S.M. Scheiner et J. Gurevitch, p. 235-266. New York: Oxford University Press.
- Ganter, B., & H. Boyd. 2000. «A tropical volcano, high predation pressure, and the breeding biology of Arctic waterbirds: A circumpolar review of breeding failure in the summer of 1992.». *Arctic*, vol. 53, no 3, p. 289-305.
- Gauthier, G., J. F. Giroux, J. Bêty & L. Rochefort. 2004. «Trophic interactions in a high Arctic snow goose colony». *Integrative and Comparative Biology*, vol. 42, no 6, p. 1233-1234. En ligne. <<Go to ISI>://000182356600266 >.
- Gauthier, G., J. F. Giroux, A. Reed, A. Béchet & L. Bélanger. 2005. «Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands?». *Global Change Biology*, vol. 11, no 6, p. 856-868. En ligne. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00944.x>.
- Gilg, O., I. Hanski & B. Sittler. 2003. «Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community». *Science*, vol. 302, no 5646, p. 866-868. En ligne. <<Go to ISI>://000186258000049 >.
- Gilg, O., B. Sittler & I. Hanski. 2009. «Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic». *Global Change Biology*, vol. 15, no 11, p. 2634-2652. En ligne. <<Go to ISI>://000270662000007>.
- Gilg, O., & N. G. Yoccoz. 2010. «Explaining bird migration». *Science*, vol. 327, no 5963, p. 276.
- Gill, R. E., T. Piersma, G. Hufford, R. Servranckx & A. Riegen. 2005. «Crossing the ultimate ecological barrier: Evidence for an 11000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and eastern Australia by Bar-tailed Godwits». *Condor*, vol. 107, no 1, p. 1-20. En ligne. <<Go to ISI>://000226960300001 >.

- Giroux, M-A. 2007. «Effets des ressources alloctones sur une population de renards arctiques a l'île Bylot, Nunavut, Canada.». Memoire de maitrise, Rimouski, Universite de Quebec a Rimouski, 86 p.
- Götmark, F. 1992. «The effects of investigator disturbance on nesting birds.». *Current Ornithology*, vol. 9, p. 63-104.
- Gratto-Trevor, C.L., V.H. Johnston & S.T. Pepper. 1998. «Changes in shorebird and eider abundance in the rasmussen lowland, NWT». *Wilson Bulletin*, vol. 110, no 3, p. 316-325.
- Gruyer, N, G Gauthier & D Berteaux. 2008. «Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, no 8, p. 910-917.
- , 2010. «Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada». *Polar Biology*, p. 1-12.
- Heisey, D.M., T.L. Shaffer & G.C. White. 2007. «The ABCs of nest survival: Theory and application from a biostatistical perspective.». *Studies in Avian Biology*, vol. 34, p. 13-33.
- Hernandez, F., D. Rollins & R. Cantu. 1997. «An evaluation of Trailmaster (R) camera systems for identifying ground-nest predators». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 25, no 4, p. 848-853. En ligne. <<Go to ISI>://000073177800019 >.
- Herranz, J., M. Yanes & F. Suarez. 2002. «Does photo-monitoring affect nest predation?». *Journal of Field Ornithology*, vol. 73, no 1, p. 97-101. En ligne. <<Go to ISI>://000174001500017 >.
- Hess, K. R. 1995. «Graphical methods for assessing violations of the proportional hazards assumption in Cox regression». *Statistics in Medicine*, vol. 14, no 15, p. 1707-1723. En ligne. <<Go to ISI>://A1995RP06600009 >.
- Hickling, R, DB Roy, JK Hill, R Fox & CD Thomas. 2006. «The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards». *Global Change Biology*, vol. 12, no 3, p. 450-455.

- Hines, J.E., P.B. Latour & C.S. Machtans (2010). The effects on lowland habitat, breeding shorebirds and songbirds in the Banks Island Migratory Bird Sanctuary Number 1 by the growing colony of Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*) Occasional Paper no. 118: 44 p
- Hitchcock, CL, & C Gratto-Trevor. 1997. «Diagnosing a shorebird local population decline with a stage-structured population model». *Ecology*, vol. 78, no 2, p. 522-534.
- Hoi, Herbert, & Hans Winkler. 1994. «Predation on Nests: A Case of Apparent Competition». *Oecologia*, vol. 98, no 3/4, p. 436-440. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/4220719>>.
- Holling, C.S. 1959. «The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly». *The Canadian Entomologist*, no 91, p. 293-320.
- Holt, R. D. 1977. «Predation, Apparent Competition, and Structure of Prey Communities». *Theoretical Population Biology*, vol. 12, no 2, p. 197-229. En ligne. <<Go to ISI>://A1977EB51500004 >.
- , 1984. «Spatial Heterogeneity, Indirect Interactions, and the Coexistence of Prey Species». *American Naturalist*, vol. 124, no 3, p. 377-406. En ligne. <<Go to ISI>://A1984TK71300006 >.
- Holt, R. D., & B. P. Kotler. 1987. «Short-Term Apparent Competition». *American Naturalist*, vol. 130, no 3, p. 412-430. En ligne. <<Go to ISI>://A1987K454800006 >.
- Holt, R. D., & J. H. Lawton. 1994. «The Ecological Consequences of Shared Natural Enemies». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 25, p. 495-520. En ligne. <<Go to ISI>://A1994PU88300020 >.
- Hörnfeldt, B., T. Hipkiss & U. Eklund. 2005. «Fading out of vole and predator cycles?». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 272, p. 2045-2049.
- Howe, MA, PH Geissler & BA Harrington. 1989. «Population trends of North American shorebirds based on the International Shorebird Survey». *Biological Conservation*, vol. 49, no 3, p. 185-199.

- Høye, T.T., & M. C. Forchhammer. 2009. «Phenology of High-Arctic arthropods: Effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation». In *High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate*, H. Møltøfte, T. R. Christensen, B. Elberling, M. C. Forchhammer et M. Rasch, p. 299-324.
- Hughes, R. N., & M. I. Croy. 1993. «An Experimental-Analysis of Frequency-Dependent Predation (Switching) in the 15-Spined Stickleback, *Spinachia-Spinachia*». *Journal of Animal Ecology*, vol. 62, no 2, p. 341-352. En ligne. <<Go to ISI>://A1993KV36200013 >.
- Ims, R. A., & E. Fuglei. 2005. «Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change». *BioScience*, vol. 55, no 4, p. 311-322. En ligne. <<Go to ISI>://000228252500007 >.
- James, ARC, S Boutin, DM Hebert & AB Rippin. 2004. «Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves». *Journal of Wildlife Management*, vol. 68, no 4, p. 799-809.
- Jeffries, MJ, & JH Lawton. 1984. «Enemy free space and the structure of ecological communities». *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 23, no 4, p. 269-286.
- Jehl, J.R. 2007. «Disappearance of breeding semipalmated sandpipers from Churchill, Manitoba: more than a local phenomenon». *The Condor*, vol. 109, no 2, p. 351-360.
- Joern, A. 1988. «Foraging Behavior and Switching by the Grasshopper Sparrow *Ammodramus-Savannarum* Searching for Multiple Prey in a Heterogeneous Environment». *American Midland Naturalist*, vol. 119, no 2, p. 225-234. En ligne. <<Go to ISI>://A1988P002000001 >.
- Juillet, C., R. Choquet, G. Gauthier & R. Pradel. 2010. «A Capture–Recapture Model with Double-Marking, Live and Dead Encounters, and Heterogeneity of Reporting Due to Auxiliary Mark Loss». *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, p. 1-17. En ligne. <<http://dx.doi.org/10.1007/s13253-010-0035-5>>.
- Kausrud, K. L., A. Mysterud, H. Steen, J. O. Vik, E. Ostbye, B. Cazelles, E. Framstad, A. M. Eikeset, I. Mysterud, T. Solhøy & N. C. Stenseth. 2008. «Linking climate change to

- lemming cycles». *Nature*, vol. 456, no 7218, p. 93-U93. En ligne. <<Go to ISI>://000260674000047 >.
- Keedwell, R. J., & M. D. Sanders. 2002. «Nest monitoring and predator visitation at nests of banded dotterels». *Condor*, vol. 104, no 4, p. 899-902. En ligne. <<Go to ISI>://000179190400026 >.
- Kis, J., A. Liker & T. Székely. 2000. «Nest defence by Lapwings: observations on natural behaviour and an experiment.». *Ardea*, vol. 88, no 2, p. 155-163.
- Klaassen, M., A. Lindstrom, H. Meltote & T. Piersma. 2001. «Ornithology - Arctic waders are not capital breeders». *Nature*, vol. 413, no 6858, p. 794-794. En ligne. <<Go to ISI>://000171750200032 >.
- Kvist, A., Å Lindström, M. Green, T. Piersma & G. H. Visser. 2001. «Carrying large fuel loads during sustained bird flight is cheaper than expected». *Nature*, vol. 413, no 6857, p. 730-732.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press, 343 p.
- Laird, M. 1961. «A Lack of Avian and Mammalian Haematozoa in Antarctic and Canadian Arctic». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 39, no 2, p. 209-&. En ligne. <<Go to ISI>://A19618149A00008 >.
- Lank, D. B., R. W. Butler, J. Ireland & R. C. Ydenberg. 2003. «Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers». *Oikos*, vol. 103, no 2, p. 303-319. En ligne. <<Go to ISI>://000186985700006 >.
- Lariviere, S. 1999. «Reasons why predators cannot be inferred from nest remains». *Condor*, vol. 101, no 3, p. 718-721. En ligne. <<Go to ISI>://000082002300034 >.
- Larsen, T, TA Sordahl & I Byrkjedal. 1996. «Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders». *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 58, no 4, p. 409-439.
- Larson, S. 1960. «On the influence of the arctic fox *Alopex lagopus* on the distribution of arctic birds.». *Oikos*, vol. 11, no 2, p. 276-305.

- Lebreton, J.-D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson. 1992. «Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies.». *Ecological Monographs*, vol. 62, no 1, p. 67-118.
- Lecomte, N., V. Careau, G. Gauthier & J. F. Giroux. 2008. «Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment». *Journal of Animal Ecology*, vol. 77, no 3, p. 439-447. En ligne. <<Go to ISI>://000254990300003>.
- Levey, D. J., & F. G. Stiles. 1992. «Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds». *American Naturalist*, p. 447-476.
- Liebezeit, J. R., & S. Zack. 2008. «Point counts underestimate the importance of Arctic foxes as avian nest predators: Evidence from remote video cameras in Arctic Alaskan oil fields». *Arctic*, vol. 61, no 2, p. 153-161. En ligne. <<Go to ISI>://000256894400005>.
- Liebezeit, J.R., P.A. Smith, R.B. Lanctot, H. Schekkerman, I. Tulp, S.J. Kendall, D.M. Tracy, R.J. Rodriques, H. Meltofte, J.A. Robinson, C. L. Gratto, B.J. McCaffery, J. Morse & S.W. Zack. 2007. «Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: Species-specific and generalized regression models.». *Condor*, vol. 109, no 1, p. 32-47.
- Lotka, A.J. 1920. «Analytical note on certain rythmic relations in organic systems». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 6, p. 410-415.
- , 1925. *Elements of physical biology*: Baltimore, Williams and Wilkins.
- Mabee, T.J., A.M. Wildman & C.B. Johnson. 2006. «Using egg flotation and eggshell evidence to determine age and fate of Arctic shorebird nests». *Journal of Field Ornithology*, vol. 77, no 2, p. 163-172.
- Macarthur, R.H., & E. R. Pianka. 1966. «On Optimal Use of a Patchy Environment». *American Naturalist*, vol. 100, no 916, p. 603-&. En ligne. <<Go to ISI>://A19668758400006>.
- Major, R. E. 1990. «The effect of human observers on the intensity of nest predation». *Ibis*, vol. 132, no 4, p. 608-612. En ligne. <<Go to ISI>://A1990EC49600011>.

- Martin, T. E. 1995. «Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food». *Ecological Monographs*, vol. 65, no 1, p. 101-127.
- Martin, T. E., P.R. Martin, C.R. Olson, J. Heidinger & J.J. Fontaine. 2000. «Parental care and clutch sizes of North and South American birds». *Science*, vol. 287, p. 1482-1485.
- Martin, T. E., J. Scott & C. Menge. 2000. «Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects». *Proceedings: Biological Sciences*, vol. 267, no 1459, p. 2287-2293.
- Mayfield, H. 1961. «Nesting success calculated from exposure.». *Wilson Bulletin*, vol. 73, no 3, p. 254-261.
- Mayfield, H. F. 1975. «Suggestions for calculating nest success». *Wilson Bulletin*, vol. 87, no 4, p. 456-466. En ligne. <<Go to ISI>://A1975BC63800002 >.
- McKinnon, L., & J. Bêty. 2009. «Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests». *J. Field Ornithol*, vol. 80, no 3, p. 280-288.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison & J. Bêty. 2010a. «Suitability of Artificial Nests Response». *Science*, vol. 328, no 5974, p. 46-47. En ligne. <<Go to ISI>://000276202200023>.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J-L. Martin, K.F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison & J. Bêty. 2010b. «Lower predation risk for migratory birds at high latitudes». *Science*, vol. 327, p. 326-327.
- McQuillen, H. L., & L. W. Brewer. 2000. «Methodological considerations for monitoring wild bird nests using video technology». *Journal of Field Ornithology*, vol. 71, no 1, p. 167-172. En ligne. <<Go to ISI>://000085782500017 >.
- Meltofte, H. 2001. «Wader population censuses in the Arctic: getting the timing right». *Arctic*, vol. 54, no 4, p. 367-376.
- Meltofte, H., T. T. Høye, N. M. Schmidt & M. C. Forchhammer. 2007a. «Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders». *Polar Biology*, vol. 30, no 5, p. 601-606. En ligne. <<Go to ISI>://000244753300008 >.

- Meltofte, H., T.T. Høye & N.M. Schmidt. 2008. «Effects of food availability, snow and predation on breeding performance of waders at Zackenberg.». *Advances in Ecological Research*, vol. 40.
- Meltofte, H., T. Piersma, H. Boyd, B. McCaffery, B. Ganter, V.V. Golovnyuk, K. Graham, C.L. Gratto-Trevor, R. I. G. Morrison, E. Nol, H.U. Rösner, D. Schamel, H. Schekkerman, M.Y. Soloviev, P.S. Tomkovich, D. M. Tracy, I. Tulp & L. Wennerberg. 2007b. «A circumpolar review of the effects of climate variation on the breeding ecology of Arctic shorebirds.». *Greenland Monographs*, vol. 59.
- Morrison, R. I. G. 2006. «Body transformations, condition, and survival in Red Knots *Calidris canutus* travelling to breed at Alert, Ellesmere Island, Canada». *Ardea*, vol. 94, no 3, p. 607-618. En ligne. <<Go to ISI>://000246455100024 >.
- , 1984. «Migration systems of some New World shorebirds». In *Shorebirds: migration and foraging behavior*, J. Burger et B. L. Olla. New York: Plenum Press.
- Morrison, R. I. G., C. Downes & B. Collins. 1994. «Population Trends of Shorebirds on Fall Migration in Eastern Canada 1974-1991». *Wilson Bulletin*, vol. 106, no 3, p. 431-447. En ligne. <<Go to ISI>://A1994PK02300002 >.
- Morrison, R. I. G., R.E. Gill, B.A. Harrington, S. Skagen, G.W. Page, C.L. Gratto-Trevor & S. M. Haig. 2000. «Populations estimates of Nearctic shorebirds». *Waterbirds*, vol. 23, no 3, p. 337-352.
- Morrison, R. I.G, N.C. Davidson & J.R. Wilson. 2007. «Survival of the fattest: body stores on migration and survival in red knots *Calidris canutus islandica*». *Journal of Avian Biology*, vol. 38, no 4, p. 479-487. En ligne. <10.1111/j.2007.0908-8857.03934.xhttp://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=aph&AN=25535343&site=ehost-live >.
- Morrison, R., B.J. McCaffery, R.E. Gill & S.K. Skagen. 2006. «Population estimates of North American shorebirds, 2006». *Wader Study Group Bulletin*, vol. 111, p. 67-85.
- Morrisette, M., J. Bêty, G. Gauthier, A. Reed & J. Lefebvre. 2010. «Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population

- productivity of a migratory Arctic herbivorous bird». *Oikos*, vol. 119, no 7, p. 1181-1191. En ligne. <<Go to ISI>://000278525800015>.
- Moskoff, W., & R. Montgomerie. 2002. «Baird's Sandpiper (*Calidris bairdii*) No. 661 in The Birds of North America». A. Poole et F. Gill. Philadelphia, U.S.A.: The birds of North America Inc.
- Murdoch, W. W. 1969. «Switching in General Predators . Experiments on Predator Specificity and Stability of Prey Populations». *Ecological Monographs*, vol. 39, no 4, p. 335-&. En ligne. <<Go to ISI>://A1969F178500001 >.
- Nguyen, L. P., K. F. Abraham & E. Nol. 2006. «Influence of Arctic Terns on survival of artificial and natural Semipalmated Plover nests». *Waterbirds*, vol. 29, no 1, p. 100-104. En ligne. <<Go to ISI>://000236121700012 >.
- Norrdahl, K., & E. Korpimäki. 2000. «Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators». *Oikos*, vol. 91, no 3, p. 528-540.
- Oaten, A., & W. W. Murdoch. 1975. «Functional Response and Stability in Predator-Prey Systems». *American Naturalist*, vol. 109, no 967, p. 289-298. En ligne. <<Go to ISI>://A1975AH91900005 >.
- Pattie, DL. 1990. «A 16-year record of summer birds on Truelove Lowland, Devon Island, Northwest Territories, Canada». *Arctic*, vol. 43, no 3, p. 275-283.
- Pearce-Higgins, J. W., D. W. Yalden, T. W. Dougall & C. M. Beale. 2009. «Does climate change explain the decline of a trans-Saharan Afro-Palaeartic migrant?». *Oecologia*, vol. 159, no 3, p. 649-659. En ligne. <<Go to ISI>://000263418800017 >.
- Pielou, E.C. 1994. *A naturalist's guide to the Arctic*. Chicago: The University of Chicago Press, 327 p.
- Piersma, T. 1997. «Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure?». *Oikos*, vol. 80, no 3, p. 623-631. En ligne. <<Go to ISI>://A1997YL29100027 >.

- Piersma, T., A. Lindstrom, R. H. Drent, I. Tulp, J. Jukema, R. I. G. Morrison, J. Reneerkens, H. Schekkerman & G. H. Visser. 2003. «High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study». *Functional Ecology*, vol. 17, no 3, p. 356-362. En ligne. <<Go to ISI>://000183364400009 >.
- Pietz, P. J., & D. A. Granfors. 2000. «Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras (vol 64, pg 71, 2000)». *Journal of Wildlife Management*, vol. 64, no 4, p. 1099-1099. En ligne. <<Go to ISI>://000165053000025 >.
- Qian, H., C. Badgley & D. L. Fox. 2009. «The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 18, no 1, p. 111-122.
- Reed, A, RJ Hughes & H Boyd. 2003. «Patterns of distribution and abundance of Greater Snow Geese on Bylot Island, Nunavut, Canada, 1983-1998». *WILDFOWL-SLIMBRIDGE*-, p. 53-66.
- Reiter, M.E. 2006. «Historical trends in collared lemming (*Dicrostonyx richardoni*) abundance and nest success of Eastern Prairie Population (EPP) Canada Geese (*Branta canadensis interior*) in northern Manitoba: Evaluating the 'bird-lemming' hypothesis. ». Master's thesis, University of Minnesota 89 p.
- Richardson, T.W., T. Gardali & S.H. Jenkins. 2009. «Review and meta-analysis of camera effects on avian nest success». *Journal of Wildlife Management*, vol. 73, no 2, p. 287-293.
- Roseberry, J.L., & W. D. Klimstra. 1970. «Nesting Ecology and Reproductive Performance of Eastern Meadowlark». *Wilson Bulletin*, vol. 82, no 3, p. 243-268. En ligne. <<Go to ISI>://A1970H492700001 >.
- Rotella, J. J., M. L. Taper & A. J. Hansen. 2000. «Correcting nesting-success estimates for observer effects: Maximum-likelihood estimates of daily survival rates with reduced bias». *Auk*, vol. 117, no 1, p. 92-109. En ligne. <<Go to ISI>://000084900400010 >.
- Sammler, J. E., D. E. Andersen & S. K. Skagen. 2008. «Population trends of tundra-nesting birds at Cape Churchill, Manitoba, in relation to increasing goose populations». *The Condor*, vol. 110, no 2, p. 325-334.

- Sanders, M. D., & R. F. Maloney. 2002. «Causes of mortality at nests of ground-nesting birds in the Upper Waitaki Basin, South Island, New Zealand: a 5-year video study». *Biological Conservation*, vol. 106, no 2, p. 225-236. En ligne. <<Go to ISI>://000176269900009 >.
- Schamel, D., & D.M. Tracy. 1987. «Latitudinal Trends in Breeding Red Phalaropes (Tendencias Latitudinales en la Reproducci3n de Phalaropus fulicaria)». *Journal of Field Ornithology*, vol. 58, no 2, p. 126-134. En ligne. <http://www.jstor.org/stable/4513210 >.
- Schekkerman, H., I. Tulp, T. Piersma & G. H. Visser. 2003. «Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds». *Oecologia*, vol. 134, no 3, p. 332-342. En ligne. <<Go to ISI>://000181645100006 >.
- Schmidt, K.A. 2004. «Incidental predation, enemy-free space and the coexistence of incidental prey». *Oikos*, vol. 106, no 2, p. 335-343.
- Schmidt, K.A., & JS Brown. 1996. «Patch assessment in fox squirrels: the role of resource density, patch size, and patch boundaries». *American Naturalist*, vol. 147, no 3, p. 360-380.
- Schmitt, R.J. 1987. «Indirect interactions between prey: apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation.». *Ecology*, vol. 68, no 6, p. 1887-1897.
- Sequin, E. S., M. M. Jaeger, P. F. Brussard & R. H. Barrett. 2003. «Wariness of coyotes to camera traps relative to social status and territory boundaries». *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, vol. 81, no 12, p. 2015-2025. En ligne. <<Go to ISI>://000189089300012 >.
- Smith, P. A. 2009. «Variation in shorebird nest survival: Proximate pressures and ultimate constraints.». Ph.D. thesis in biology, Ottawa, Carleton University, 257 p.
- Smith, P. A., K. H. Elliott, A. J. Gaston & H. G. Gilchrist. 2010a. «Has early ice clearance increased predation on breeding birds by polar bears?». *Polar Biology*, vol. 33, no 8, p. 1149-1153. En ligne. <<Go to ISI>://000280074800015>.
- Smith, P. A., H. G. Gilchrist, M. R. Forbes, J. L. Martin & K. Allard. 2010b. «Inter-annual variation in the breeding chronology of arctic shorebirds: effects of weather, snow

- melt and predators». *Journal of Avian Biology*, vol. 41, no 3, p. 292-304. En ligne. <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04815.x>>.
- Smith, P. A., H. G. Gilchrist & J. N. M. Smith. 2007. «Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success». *Condor*, vol. 109, no 1, p. 15-31. En ligne. <<Go to ISI>://000244145800002 >.
- Smith, P. A., H. G. Gilchrist, J. N. M. Smith & E. Nol. 2007. «Annual variation in the benefits of a nesting association between Red Phalaropes (*Phalaropus fulicarius*) and Sabine's Gulls (*Xema sabini*)». *Auk*, vol. 124, no 1, p. 276-290. En ligne. <<Go to ISI>://000243855900023 >.
- Smith, P. A., & S. Wilson. 2010. «Intraseasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour». *Oecologia*, vol. 163, no 3, p. 613-624. En ligne. <<Go to ISI>://000278838000007>.
- Stake, M. M., & D. A. Cimprich. 2003. «Using video to monitor predation at Black-capped Vireo nests». *Condor*, vol. 105, no 2, p. 348-357. En ligne. <<Go to ISI>://000182664700015 >.
- Stearns, S. C. 1989. «Trade-Offs in Life-History Evolution». *Functional Ecology*, vol. 3, no 3, p. 259-268. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/2389364> >.
- Stearns, S.C. 1976. «Life-history tactics: a review of the ideas». *The Quarterly Review of Biology*, vol. 51, no 1, p. 3-47.
- Stenseth, N.C., & R.A. Ims. 1993. «Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation—an introduction». p. 61-96 in N.C. Stenseth and R.A. Ims, editors, *The biology of lemmings*, Linnean Society, London, UK
- Stenzel, L.E., G.W. Page, J.C. Warriner, J.S. Warriner, D.E. George, C.R. Eyster, B.A. Ramer & K.K. Neuman. 2007. «Survival and natal dispersal of juvenile Snowy Plovers (*Charadrius alexandrinus*) in central coastal California. ». *Supervivencia y Dispersión Natal de Juveniles de Charadrius alexandrinus en la Costa Central de California.*, vol. 124, no 3, p. 1023-1036. En ligne. <<http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=pbh&AN=26133939&site=ehost-live> >.

- Summers, R. W., L. G. Underhill & E. E. Syroechkovski. 1998. «The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia». *Ecography*, vol. 21, no 6, p. 573-580. En ligne. <<Go to ISI>://000077716600002 >.
- Szor, G., D. Berteaux & G. Gauthier. 2007. «Finding the right home: distribution of food, resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes». *Polar Biology*, vol. 31, p. 351-362.
- Tannerfeldt, M., B. Elmhagen & A. Angerbjörn. 2002. «Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes». *Oecologia*, vol. 132, no 2, p. 213-220.
- Thomas, L., S. T. Buckland, E. A. Rexstad, J. L. Laake, S. Strindberg, S. L. Hedley, J. R. Bishop, T. A. Marques & K. P. Burnham. 2010. «Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size». *Journal of Applied Ecology*, vol. 47, no 1, p. 5-14. En ligne. <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01737.x>>.
- Thompson, F. R., W. Dijk & D. E. Burhans. 1999. «Video identification of predators at songbird nests in old fields». *Auk*, vol. 116, no 1, p. 259-264. En ligne. <<Go to ISI>://000078244500030 >.
- Thompson, Frank R., & Dirk E. Burhans. 2004. «Conservation Focus Differences in Predators of Artificial and Real Songbird Nests: Evidence of Bias in Artificial Nest Studies». *Conservation Biology*, vol. 18, no 2, p. 373-380. En ligne. <[10.1111/j.1523-1739.2004.00167.xhttp://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=aph&AN=12564703&site=ehost-live](http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=aph&AN=12564703&site=ehost-live)>.
- Tremblay, J. P., G. Gauthier, D. Lepage & A. Desrochers. 1997. «Factors affecting nesting success in greater snow geese: Effects of habitat and association with snowy owls». *Wilson Bulletin*, vol. 109, no 3, p. 449-461. En ligne. <<Go to ISI>://A1997XY84300006 >.
- Tulp, I., H. Schekkerman & M. Klaassen (2000). Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in summer 2000. Alterra-report219. Wageningen, Alterra, Green World Research: 87 p.
- Underhill, L. G., R. P. PrysJones, E. E. Syroechkovski, N. M. Groen, V. Karpov, H. G. Lappo, M. W. J. Vanroomen, A. Rybkin, H. Schekkerman, H. Spiekman & R. W.

- Summers. 1993. «Breeding of Waders (Charadrii) and Brent Geese Branta-Bernicla-Bernicla at Pronchishcheva Lake, Northeastern Taimyr, Russia, in a Peak and a Decreasing Lemming Year». *Ibis*, vol. 135, no 3, p. 277-292. En ligne. <<Go to ISI>://A1993LM87000008 >.
- van de Kam, J., P. J. de Goeij, T. Piersma & L. I. Zwarts. 2004. *Shorebirds: an illustrated behavioural ecology*. Utrecht, KNNV Publishers. 268 p.
- Vickery, P. D., M. L. Hunter & J. V. Wells. 1992. «Evidence of Incidental Nest Predation and Its Effects on Nests of Threatened Grassland Birds». *Oikos*, vol. 63, no 2, p. 281-288. En ligne. <<Go to ISI>://A1992HL78900016 >.
- Volterra, V. 1926. «Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi». *Mem. Acad. Lincei Roma*, no 2, p. 31-113.
- Weathers, Wesley W. 1979. «Climatic Adaptation in Avian Standard Metabolic Rate». *Oecologia*, vol. 42, no 1, p. 81-89. En ligne. <<http://www.jstor.org/stable/4215912> >.
- White, G.C., & K. P. Burnham. 1999. «Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. ». *Bird Study*, vol. 46 Supplement, p. 120-138.
- Wikelski, Martin, Elisa M. Tarlow, Arlo Raim, Robert H. Diehl, Ronald P. Larkin & G. Henk Visser. 2003. «Avian metabolism: Costs of migration in free-flying songbirds». *Nature*, vol. 423, no 6941, p. 704. En ligne. <<http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=pbh&AN=9994216&site=ehost-live> >.
- Ydenberg, R. C., R. W. Butler, D. B. Lank, B. D. Smith & J. Ireland. 2004. «Western sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered». *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, vol. 271, no 1545, p. 1263-1269. En ligne. <<Go to ISI>://000222389400007 >.
- Zoltai, S.C., J. McCormick & G.W. Scotter (1983). A natural resource survey of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories. Unpublished report prepared for Parks Canada. Canadian Wildlife Service and Canadian Forest Service